



HAL
open science

Les grands bovidés de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène

Jean-Philip Brugal

► **To cite this version:**

Jean-Philip Brugal. Les grands bovidés de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène. Castel Jean-Christophe & Boudadi-Maligne Myriam. L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur, *Revue de Paléobiologie* (43(2)), Muséum de Genève, pp.151-191, 2024, 0253-6730. 10.5281/zenodo.13860532 . hal-04772166

HAL Id: hal-04772166

<https://hal.science/hal-04772166v1>

Submitted on 7 Nov 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

REVUE DE

43(2) – 2024

PALÉOBIOLOGIE



**L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot):
histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur**

Sous la direction de J.-C. Castel & M. Boudadi-Maligne

**Une institution
Ville de Genève**

www.museum-geneve.ch



Préface.....	1-2
Préambule	3-4
Remerciements.....	5-8
Castel J.-C., Camus H. & Muth X. - L'Igue du Gral et son contexte	9-23
Castel J.-C., Boudadi-Maligne M. & Mallye J.-B. - Historique et méthodologie des recherches....	25-42
Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. - Eléments de contexte, taphonomie et informations contextualisant l'analyse des corpus osseux de l'Igue du Gral.....	43-59
Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de F. Lacrampe-Cuyaubère F., Muth X. & Luret M. - Les remplissages paléontologiques de l'aven : description, définition des ensembles et cadre chronologique	61-85
Sitzia L. - Etude préliminaire du remplissage sédimentaire de l'Igue du Gral et implications pour l'accumulation des restes fauniques	87-105
Camus H. - Caractérisation morphokarstique de l'Igue du Gral	107-149
Brugal J.-P. - Les grands bovidés de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène.....	151-191
Bignon-Lau O. - Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales	193-204
Castel J.-C. & Coumont M.-P. - Le cheval de l'Igue du Gral. 2023. Compléments d'analyses.....	205-214
Castel J.-C. Le cerf de l'Igue du Gral	215-233
Castel J.-C. & Kuntz D. - Le renne de l'Igue du Gral	235-300
Castel J.-C. - Les herbivores rares de l'Igue du Gral : du chamois au mammoth.....	301-315
Boudadi-Maligne M. - Les grands carnivores (à l'exception du loup) de l'Igue du Gral	317-327
Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Les loups (<i>Canis lupus</i>) de l'Igue du Gral : bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique	329-352
Mallye J.-B. & Pelletier M. - Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral	353-415
Laroulandie V. - Taphonomie des restes aviaires de l'Igue du Gral (Lot). Considérations méthodologiques et paléoenvironnementales.....	417-436
Jeannet M. - La microfaune de l'Igue du Gral.....	437-449
Studer J. - Les poissons de l'Igue du Gral	451-456
Chaix L. & Castel J.-C. - La malacofaune de l'Igue du Gral	457-464
Couture C., Escola M., Desrue A. & Castel J.-C. - Etude anthropologique des vestiges humains protohistoriques de l'Igue du Gral et des pièges naturels de Monclar (Sauliac-sur-Célé).....	465-474
Ducasse S., Renard C., Constans G., Villeneuve Q. & Mourre V. - Des chasseurs en embuscade? Les témoins de la présence humaine autour de l'Igue du Gral : caractérisation des vestiges lithiques «piégés» par l'aven et hypothèses d'introduction	475-488
Castel J.-C. - Archéozoologie du renne en aven: comparaison des profils squelettiques entre accumulation naturelle et sites archéologiques	489-507
Rendu W., Pubert E., Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Saisonnalité d'accumulation des carcasses dans l'Igue du Gral: résultats cémentochronologiques	509-516
Gauthier J., Bachmann Salvy M., Orlando L. & Alvarez N. - Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation	517-520
Boudadi-Maligne J., Castel J.-C., Ducasse S. & Mallye J.-B. avec la contribution de Bignon-Lau O., Brugal J.-P., Laroulandie V. & Pelletier M. - Synthèse paléoenvironnementale et biochronologique de l'Igue du Gral (Lot). Entre nature et culture... ..	521-534

Les grands bovidés de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène

Jean-Philip BRUGAL

Aix Marseille Université, CNRS, Minist. Culture, UMR 7269 Laboratoire Méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique, MMSH, BP 647, F-13094 Aix-en-Provence, cedex 02, France; jean-philippe.brugal@univ-amu.fr

Résumé

Le site paléontologique du Gral (Lot) fournit une série fossile de bison rapportée à la fin du Pléistocène supérieur (entre environ 32 et 10 mille ans BP) distribuée dans plusieurs niveaux ou ensembles. L'origine des accumulations dans ce contexte de site (aven ou igue) est naturelle et une majorité d'éléments anatomiques postcrâniens sont retrouvés complets. L'étude combinée de la répartition stratigraphique, l'état du matériel, la structure paléobiologique (en sexe et âge), la quantification (NRD, NMIC) permet d'esquisser la dynamique des populations évoluant sur cette partie du Causse tandis que les caractéristiques morphométriques (dents et métapodiens) précisent le statut taxinomique de ces grands bovidés, attribués au genre *Bison*, proche du bison des steppes *B. priscus*. L'analyse paléogénétique (Massilani *et al.*, 2016) signale la présence au sommet du remplissage d'une forme proche de l'actuel bison européen *B. bonasus* qu'il n'est pas possible ici de différencier morphologiquement. Ceci soulève un intéressant problème de reconnaissance des anciennes formes de bison présentes à la fin du Pléistocène en Europe, qui est discutée grâce à une analyse comparative, menée en particulier sur les métacarpiens de femelles de plusieurs populations fossiles et actuelles.

Mots-clés

Bovinés, Bison, France, Europe, Taphonomie, Paléobiologie, Paléontologie.

Abstract

The large Bovids of Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) and the bisons of the Late Pleistocene.- The palaeontological site of Gral (Lot) yields a fossil bison series dated to the end of the late Pleistocene (between ca. 32 and 10 thousand years BP) from several levels or sets. The origin of the accumulations in this context of site (pitfall or 'igue') is natural, and many anatomical elements were found mostly complete. The study of the spatial distribution, the condition of the material, the paleobiological structure (in sex and age) and the quantification (NRD, NMIC), the morphometric characteristics (teeth and metapodials) make it possible to precise the dynamics of the populations evolving on this part of the Causse (limestone plateau) as well as the taxonomic nature of these large Bovids, attributed to the *Bison* genus, closed to the steppe bison *B. priscus*. Although, palaeogenetic analysis (Massilani *et al.*, 2016) indicates the presence at the top of the deposit of a form similar to the current European bison *B. bonasus*, it was not possible here to differentiate morphologically. This raises an interesting problem of recognizing the ancient bison forms present at the end of the Pleistocene in Europe which is discussed through a wide comparative analysis, especially on female metacarpals of several fossil and modern populations.

Keywords

Bovines, Bison, France, Europe, Taphonomy, Paleobiology, Paleontology.

INTRODUCTION

Les grands bovidés sont principalement représentés en Europe de l'Ouest au Pléistocène par les aurochs et les bisons. Ils sont placés dans deux genres (ou sous-genres avec un seul genre: *Bos*) différents: *Bos* et *Bison*. Ce sont des animaux massifs, à fortes encornures, présents dans de nombreux milieux, dont les restes osseux sont

fréquemment retrouvés dans les gisements paléontologiques et archéologiques. Le bison est plus particulièrement fréquent, comme dans les sites en aven notamment qui livrent des séries ('populations') fossiles abondantes et variées. Dans ces séries, les ossements sont assez souvent entiers et en bon état de conservation, avec des structures paléobiologiques (âge, sexe) diversifiées. C'est le cas à l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) qui recèle de

nombreuses espèces fossiles, surtout d'herbivores, accumulées pendant au moins 20 000 ans (Boudadi-Maligne *et al.*, 2024). Parmi elles, le bison constitue une des espèces les plus abondantes : ce matériel se prête parfaitement à une étude taphonomique, quantitative, et une approche biométrique permettant de statuer et situer le bison du Gral parmi d'autres formes et populations de la fin du Pléistocène et de l'Holocène.

1. CONTEXTE : SITE ET COLLECTIONS, CHRONOSTRATIGRAPHIE, TAXINOMIE

L'aven a été découvert en 1998 par le Spéléo-club de Saint-Céré, et une première évaluation en 2000 par J. Jaubert et J.P. Brugal a reconnu l'intérêt majeur d'un tel remplissage ossifère (Brugal & Maksud, 2001), suivie assez rapidement par des fouilles programmées (dir. J.-C. Castel) à partir de 2001. Une première collecte, limitée, avait eu lieu en 2000 (par secteurs) : ce matériel de surface a été très largement complété par les vestiges *in situ* enregistrés lors des fouilles. Une base de données, incluant les bovinés, a été mise à notre disposition, suite aux analyses de J.-C. Castel, M. Boudadi-Maligne et J.-B. Mallye (BdD_Gral_total), qui précise l'attribution chronostratigraphique des vestiges accompagnés d'une première identification anatomique.

La cavité s'ouvre sur le causse/plateau jurassique entre les rivières Lot et Célé, à une altitude de 300 m. L'aven a une topographie assez simple, avec une ouverture de faible dimension (1x2 m), un conduit vertical d'environ 9 m, s'évasant et s'ouvrant dans une salle d'environ 25 m²; des cheminées et des diverticules existent à sa périphérie et on constate des soutirages plus ou moins prononcés contre les parois, dont un assez fort au nord conduisant vers la base du remplissage, toujours fossilifère. La fouille a concerné une partie de la salle, sur environ 20 m², et a mis en évidence de fortes concentrations osseuses, parfois proche du '*bone-bed*', qui se succédaient en niveaux plus ou moins distincts, fouillés sur près de 2 m d'épaisseur. Le remplissage est plus important et pourrait atteindre plus de 6 m. Les ensembles distingués sont relativement subhorizontaux. Près de 9 espèces d'herbivores (en particulier cheval, bison, cerf, renne) et 5 de carnivores (loup, renard, ours, mustélidés, glouton) sont présentes dans ce remplissage, sans compter d'autres nombreux vertébrés (rongeurs, léporidés, oiseaux, etc.) (voir ce vol.). L'ensemble dénote des conditions relativement steppiques sous un climat froid qui devient plus tempéré vers le sommet de la séquence.

Suite aux analyses et projections effectuées avec l'aide des datages et remontages anatomiques pour certains taxons, cinq ensembles ont été distingués (du sommet à la base, dates uncal BP) dénommés suivant les taxons marqueurs (Boudadi-Maligne *et al.*, 2024) :

- ENS2 : ensemble à cerf et lapin daté entre 10 et 13 ka BP (épaisseur max. 35 cm) ;

Les ensembles sous-jacents sont principalement composés du trio renne-cheval-bison auxquels sont associés des espèces secondaires, moins abondantes.

- ENS3 : ensemble à loup et saïga daté entre 14 et 18 ka BP (épaisseur max. 45 cm) ;

- ENS4+inter : il correspond à un ensemble pour lequel il est impossible de différencier une faune minoritaire datée à 30 ka BP venue s'interstratifier dans un ensemble majoritaire daté entre 19 et 20 ka BP (épaisseur max. 35 cm) ;

- ENS4 : ours + glouton + bouquetin daté entre 19 et 20 ka BP (épaisseur max. 40 cm) ;

- ENS5+6 : bouquetin + chamois + rapaces daté entre 22 et 31 ka BP (épaisseur max. 70 cm).

Les trois premiers ensembles (ENS2, ENS3 et ENS4+inter) ont été fouillés sur une plus grande surface (de l'ordre de 10 m²) que les ensembles suivants (4 m²). Ils sont principalement composés d'argile plus ou moins riche en cailloutis et bloc qui dénote une dynamique de ruissellement dominante et des phases de ravinement (Camus, 2011, 2024).

Dans les analyses qui suivent, le matériel sera appréhendé selon quatre Ensembles Stratigraphique (ENS), réunissant les ENS 4 et 4+inter (noté 4+i), qui correspondent à quatre grandes périodes chronoclimatiques distinctes. Suivant les effectifs par ensemble, nous essaierons d'estimer les différences ou similitudes morphométriques entre individus/séries de chaque ensemble selon quatre périodes chronologiques :

- 10-12 ka BP – Tardiglaciaire : on tend vers un radoucissement climatique après la période très froide et abrupte du Younger Dryas (YD). Cette période marque la transition entre Pléistocène et Holocène ;

- 16-18 ka BP et 19-20 ka – Pléniglaciaire (LGM) : période froide tendant vers H1 (Heinrich 1) plus clément, et qui se place, avec l'ensemble 19-20 ka entre les Heinrich 1 et 2 ;

- 22-30 ka BP – période globalement froide, tendant vers H2 froid, et entre H2 et H3.

Le Pléistocène supérieur, notamment la dernière période glaciaire, est caractérisé par une forte variabilité climatique, reconnue grâce à l'étude des archives marines et glaciaires. Globalement froide, il existe une alternance de phases froides et chaudes [durée entre 500 et 3000 ans : cycle de Dansgaard-Oeschger (DO)], associées parfois aux événements d'Heinrich (débâcles d'armadas d'iceberg dans l'Atlantique Nord; YD, H1 à H5 pour les 50 derniers millénaires). Ces variations ont régulièrement affecté les écosystèmes, entraînant mobilité, extension ou retrait, de certaines espèces animales et végétales. Cependant, ces modifications ont pu être assez limitées suivant les régions ; le Quercy notamment, avec ses caractéristiques géo-topographiques, a pu servir de zone-refuge à plusieurs taxons (Brugal *et al.*, 2013). La présence de bovinés en particulier, accompagnés de chevaux, rennes et bouquetins apparaît assez constante au Paléolithique supérieur récent dans cette région. La

période entre H2 et H1 (env. 21,5-14,5 ka) présente une uniformisation écologique des régions du sud de la France et du nord de la péninsule Ibérique, avec des échanges fauniques récurrents (mobilité des troupeaux/populations), concomitants de ces conditions thermiques cycliques. L'événement d'Heinrich 2 est le plus marqué (*i.e.*, froid) parmi ces phases climatiques. La séquence du Gral recouvre ainsi la fin du stade isotopique 3, une partie du stade 2 et le tout début du stade 1 (dates entre 10440 ± 50 et 31990 ± 240 ans BP), soit une période dont la durée est estimée à environ 20 mille ans. Elle documente quatre moments différents de la fin du Pléistocène et du tout début de l'Holocène, enregistrés sur un maximum d'épaisseur de 200 cm (soit 0.01 mm/an, ou e.10 cm en 1000 ans, si l'on considère une vitesse de sédimentation continue... ce qui est rarement le cas dans ces contextes karstiques à sédimentation variable, très lente à brusque, plus clastiques). On peut en effet relever l'absence de niveaux ou dépôts datés entre 24 et 26 ka BP, qui correspondrait à l'événement d'Heinrich 2.

Les restes de grands bovidés se retrouvent dans tous les ensembles du Gral et font partie des grands herbivores les plus abondants, avec les équidés et cervidés. Les études préliminaires (cf. Brugal, rapports SRA, non cités; Castel *et al.*, 2008) avaient attribué ce matériel au bison des steppes *Bison priscus*. Des restes osseux ($n = 5$) provenant de la séquence LGM (Last Glacial Maximum = Dernier Maximum Glaciaire: env. 15-19 ka) fournissent d'ailleurs un signal génétique (mitotype) typique de *B. priscus*. Cependant, des études paléogénomiques (Massilani *et al.*, 2016) ont démontré la présence d'un autre bison au Gral, clade rapproché de *Bison bonasus*, sur trois restes osseux différents provenant de l'ENS 2, tous datés à e.11 ka. L'existence d'un mitotype de *B. bonasus* est également signalée dans l'aven de l'Arquet dans le Gard (Gamberi *et al.*, 2011), remplissage de près de 18 m d'épaisseur compris entre env. 10-43 ka à partir d'éléments provenant du haut du remplissage. D'autres travaux démontrent également la présence d'haplotype de bison différent de *B. priscus* durant la seconde moitié du Pléistocène supérieur (Cooper *et al.*, 2015; Soubrier *et al.*, 2016), parfois rapproché – sans réelle évidence – d'un bison archaïque connu au Pléistocène moyen ancien *B. schoetensaki* (Palacio *et al.*, 2017).

L'extrême fin du dernier glaciaire est marquée par un réchauffement, plus ou moins régulier, qui suit une longue et dernière période globalement froide (LGM). Cette dernière fluctuation climatique pourrait-elle être en rapport avec un renouvellement faunique, et l'arrivée de formes 'précoces' holocéniques? Existe-t-il une différence morphométrique entre ces formes et entre les ensembles du Gral? Quel est le, ou les, taxon(s) de grands bovidés représenté(s) dans ce site? L'apparition de forme proche du bison européen actuel dès la fin du Pléistocène supérieur en Europe de l'Ouest soulève la question de leur reconnaissance morphologique et biométrique dans les archives fossiles, ainsi que celle de leur coexistence (ou non) avec le bison des steppes.

L'Igue du Gral fournit une riche collection fossile de grands bovidés correspondant à plusieurs périodes chronoclimatiques bien individualisées de la fin du dernier glaciaire (fin du Stade Isotopique Marin, SIM 3 et SIM 2), témoin de changement faunique (taxinomique) important. En tant que tel, ce site est assez unique, car il permet des analyses de relativement haute résolution dans une problématique originale et renouvelée.

2. INVENTAIRE ET UNITÉS ANALYTIQUES, IMPLICATIONS PALÉOBIOLOGIQUES ET TAPHONOMIQUES

L'ensemble du matériel de grands bovidés enregistré dans la BdD_Gral_total représente 1581 restes. Ils ne comprennent pas les fragments diaphysaires attribués à des ongulés de grande taille (bovinés, équidés). Globalement, les os présentent un bon état de conservation autorisant notamment la prise de mesures, mais il faut cependant relever l'existence de desquamations ou d'altérations zonales (dissolution, fissuration) ainsi que d'imprégnations d'oxydes (Mn, Fe) (Fig. 1). Les encroûtements (notamment sous forme pelliculaire) et les pièces broyées ou compactées sont également fréquents. Les grands os présentent parfois une abrasion de certaines portions comme la crête des tibias (Fig. 1 bas). La fragmentation peut affecter quelques pièces (cassures perpendiculaires, sur os secs) et il existe de nombreux fragments diaphysaires d'os longs. Il faut aussi noter l'existence de quelques pièces montrant des actions dentaires de carnivores (Fig. 2). Plusieurs éléments ont été retrouvés en connexion plus ou moins lâche, provenant souvent du même carré et toujours du même ensemble (Fig. 3). Le potentiel de reconstitution articulaire et d'appariement semble important, ce qui est logique dans ces contextes de piège naturel, mais ce travail, qui nécessite un étallement complet du matériel, devra être mené ultérieurement. Il participera peut-être à repreciser la position stratigraphique de certaines pièces.

Avant d'aborder le détail du matériel, on peut de prime abord relever l'absence de crânes et de chevilles osseuses intactes, et l'abondance de dents isolées (cf. *infra*). La préservation des vestiges est inégale et l'ensemble démontre une exposition à l'air des carcasses assez longue, suffisante pour sécher, éliminer les parties molles et désorganiser les squelettes avant leur enfouissement définitif. C'est ainsi qu'il est possible d'expliquer le déchaussement des dents avec leurs racines de leurs alvéoles par exemple, et le début de 'digestion' (*sensu* Poplin, 1977: 65) des parties les plus spongieuses (ex. cheville osseuse, proximal d'humérus ou de tibia, extrémités des fémurs, squelette axial). Un ensemble d'événements se juxtaposant (chute d'autres animaux, sédiments, action gravitaire, tassement et étallement) a entraîné une forte dispersion de l'ensemble des restes, accompagnée de fragmentation (os longs) et de la perte de connexions



Fig. 1: En haut: métatarsiens de bisons illustrant la variété des états de conservation dans l'Igue du Gral. Les deux exemplaires de gauche représentent l'état le plus fréquent; le troisième présente une desquamation qui se produit fréquemment lors du séchage des vestiges de l'ensemble 3; à droite, exemplaire très dégradé par abrasion, Ensemble 3. En bas: tibias; les deux exemplaires de droite présentent une abrasion des parties qui n'ont pas été rapidement enfouies, phénomène typique du mode de conservation dans l'Ensemble 3 (photos et DAO: J.-C. Castel; échelles: en haut 4 cm, en bas 10 cm).



Fig. 2: Scapula de bison consommée par un carnivore de grande taille: M51d5-51; cet os a été collecté dans un secteur riche en os de loups associés à des modifications osseuses qui peuvent lui être attribuées (photos et DAO: J.-C. Castel; échelles: 4 cm et 1 cm).

anatomiques. La dynamique sédimentaire est prépondérante dans ces milieux et elle conditionne des processus d'enfouissement différenciés ainsi que la distribution des éléments squelettiques et une fragmentation du matériel. La répartition par ensemble stratigraphique (Fig. 4) montre une plus grande abondance dans l'ENS 3 qui est aussi le niveau le plus épais et le plus extensivement fouillé. Ce n'est pas le cas de l'ENS 5+6 correspondant plus à un gros sondage, ni de l'ENS 2, également plus limité, coiffant un cône d'éboulis édifié suite aux diverses accumulations, plus ou moins amorti au-dessous du puits d'entrée. Ces deux ensembles montrent les effectifs les plus réduits. Enfin, un certain nombre de pièces (>20 %) n'a pas pu être attribué stratigraphiquement du fait de perturbations ou d'une stratigraphie trop peu dilatée (N/A), et un peu plus de 150 pièces (collectées en 2000) proviennent de la surface ou de secteurs explorés par les spéléologues avant la mise en place de la fouille.

A partir de la même base, nous avons calculé les fréquences par ensemble des différentes parties squelettiques: céphalique (inclues les dents isolées), axial (vertèbres, côtes, sternèbres, cartilage costal), antérieur (scapula, humérus, radius, ulna, métacarpien), postérieur (coxal, fémur, tibia, métatarsien), carpiens, tarsiens (inclus la patella), élément distal des membres (phalanges, sésamoïdes). Ces distributions ont été comparées entre les ENS, et avec une distribution anatomique



Fig. 3: En haut: accumulation d'os de bison (et quelques os de cheval) dans l'Ensemble 4, vue d'ensemble du carré Q46, déc. 54, z = 212 cm (photo P. Wagneur, MHNG); en bas: phalanges et sésamoïdes provenant de cet amas (photos et DAO J.-C. Castel; échelle 4 cm).

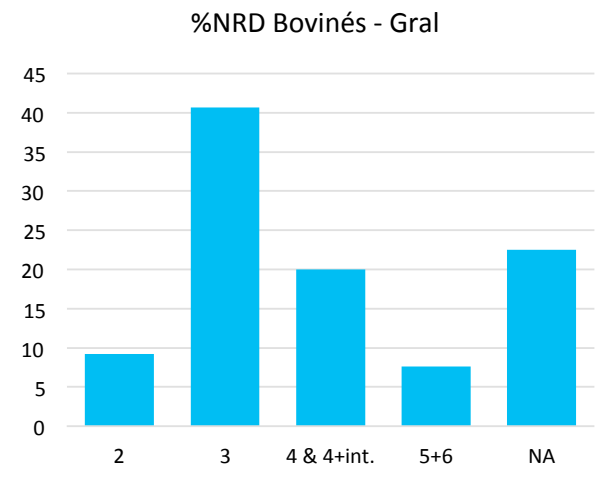


Fig. 4: Distribution (% NRD) du matériel bovinés dans les ensembles stratigraphiques du Gral. N/A: non attribué.

d'un unique individu de bovinés¹. Nous avons ajouté ce que nous avons effectivement mesuré lors de l'étude morphométrique (Fig. 5). Cette deuxième base (BdD_Bov_metric) complète la première sur l'identification anatomique, la latéralité des éléments, et leurs caractéristiques paléobiologiques (sexe, âge) et dimensions; c'est elle qui servira par la suite à la quantification du matériel (NRD, NMI, NME).

La figure 5 montre la bonne coïncidence entre les fréquences du référentiel avec l'ENS 3 qui est également le plus riche en vestiges. Ce qui signifie que cette répartition respecte ce qui est présent dans un squelette complet, et prouve l'existence de cadavres entiers dans l'aven. Le squelette axial est toujours le plus représenté naturellement, suivi par les os distaux des membres. Ceci est peu ou prou le cas également pour l'ENS 4 & 4+i ainsi que pour les éléments non attribués à un ensemble (N/A); les os distaux des membres semblent en plus grande abondance dans les séries fossiles. Les ENS 2 et 5+6 sont proches de ce schéma avec néanmoins des variations dans la représentation du squelette axial. Globalement, l'existence de carcasses entières dans ces assemblages souligne l'aspect catastrophique qui, en relation avec la topographie karstique, renforce l'hypothèse de piégeage naturel pour cette catégorie de gisements (Coumont *et al.*, 2013). De plus, la courbe du référentiel désigne un individu, et les autres courbes 'fossiles' pourraient

correspondre à une combinaison de plusieurs individus, nombre augmentant suivant la hauteur de ces courbes. Ainsi, c'est dans l'ensemble 3 que serait présent le plus grand nombre d'individus (cf. *infra*). Par ailleurs, le nombre de mesures réalisées par élément anatomique correspond assez précisément à la fréquence de chacun des éléments, à l'exception notable du squelette axial, où seuls de rares éléments (2 atlas, 2 axis) ont fait en effet l'objet de prises de mesures (les vertèbres sont toutefois bien conservées).

Hors axial, la représentation céphalique, principalement constituée de dents isolées, forme près de la moitié du matériel. Parmi les restes postcrâniens, les phalanges sont les plus abondantes (40-60 % du matériel analysé); les autres ossements sont assez également représentés, avec un bel équilibre entre éléments droits et gauches (Fig. 6), à l'exception du métatarsien (plus d'éléments droits) et du calcaneum (un peu plus d'éléments gauches).

Pour compléter cet inventaire, la Fig. 7 présente la totalité du matériel par région anatomique (tous ENS confondus) suivi de l'information concernant le matériel qui a fait l'objet de prises de mesures. Dans ce dernier cas, la part du squelette axial est largement minorée alors que le matériel céphalique en particulier devient encore plus important. Une remarque taphonomique peut être faite entre les ossements (long, court ou plat) et le squelette céphalique et dentaire. Si les premiers restent globalement dans une certaine complétude, il n'en est pas de même du deuxième avec de plus rares parties crâniennes, par exemple très peu de chevilles osseuses, relativement peu de séries dentaires alors que les dents isolées constituent le matériel le plus courant. Les crânes, objets massifs, subissent beaucoup plus de dégradation et leur enfouissement est moins rapide que les ossements, générant une augmentation du nombre de restes, spécialement dentaires.

Nous avons estimé les nombres d'individus (NMI) suivant deux approches. La première est calculée à partir du squelette appendiculaire, soit les os longs (scapula, humérus, radius, métacarpien, fémur, tibia, métatarsien) auxquels nous avons rajouté deux tarsiens (talus, calcaneum): le Tableau 1 présente les données suivant la latéralité (gauche, droite et indéterminé), et également suivant i) l'âge (adulte, subadulte/juvenile et très jeune/mort-né voire fœtus (jj), et ii) le sexe, lorsque celui-ci a été identifié (en particulier pour scapula, métapodiens et talus). Les premières et deuxièmes phalanges sont également indiquées dans ce tableau, mais elles ne sont pas considérées dans le calcul des NMI, car difficilement latéralisables notamment. Par ailleurs, outre les ENS, nous avons indiqué le matériel N/A et le matériel de surface. Signalons enfin que, considérant la relative bonne complétude des éléments déterminés (taxonomiquement et anatomiquement) pris en compte, car mesurables, le NRD est équivalent au NME (dans le Tabl. 1, seul 8,6 % du matériel n'a pas pu être latéralisé).

Le NMI de combinaison, suivant le côté, le sexe et l'âge

¹ Nombre d'éléments considérés dans un individu de bovinés: Céphalique: n= estimé à 40 (en séparant mandibule/maxillaire/cheville/rocher, etc., ainsi que les dents isolées); Axial: n=78 (vertèbre, sternèbre, côte, cartilage costal), os du membre antérieur: n=10; os du membre postérieur: n=8; Carpe: n=12; Tarse: n=14 (incluant patella); Partie distale des membres: n=48.

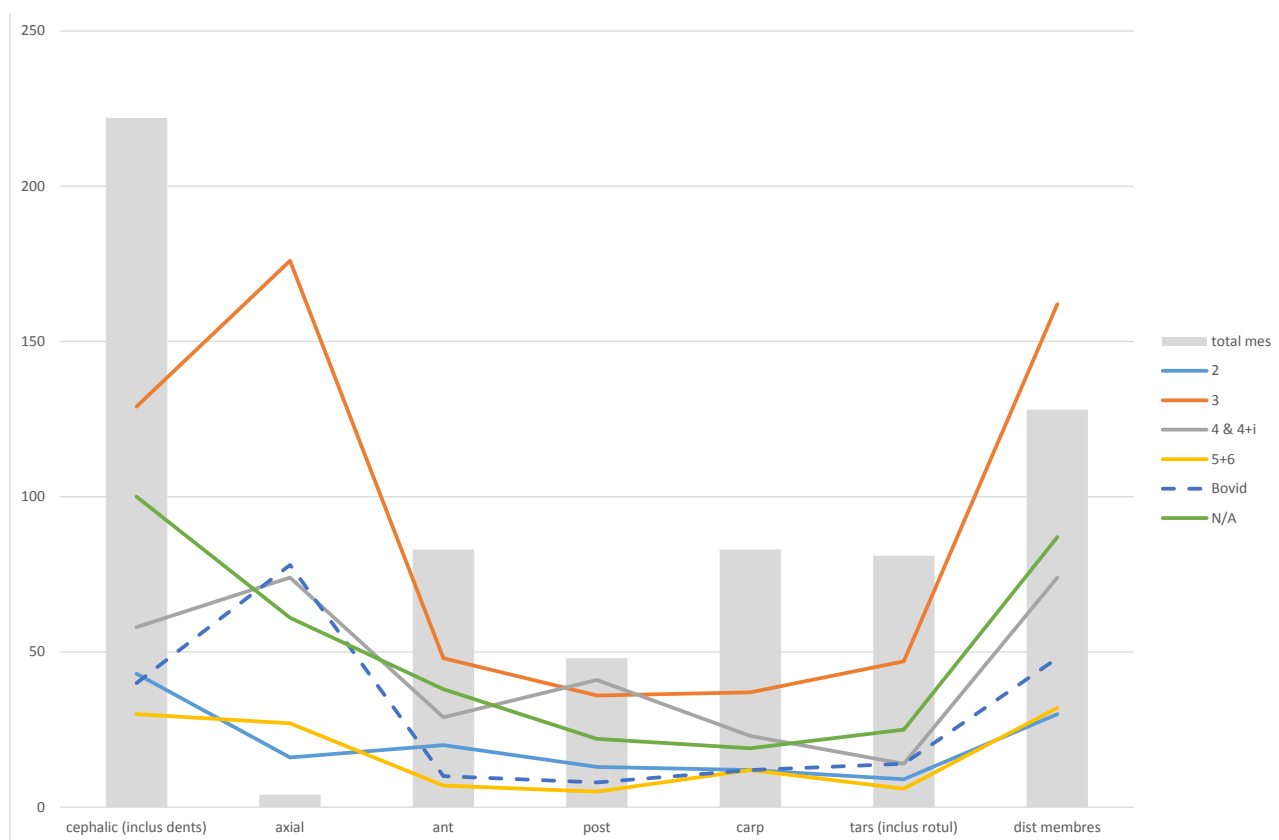


Fig. 5: Distribution par ensembles du Gral des régions anatomiques principales de bovinés (NRD), avec un individu de référence (Bovidé, tireté bleu), comparée au nombre de pièces mesurées (total mes: histogramme).

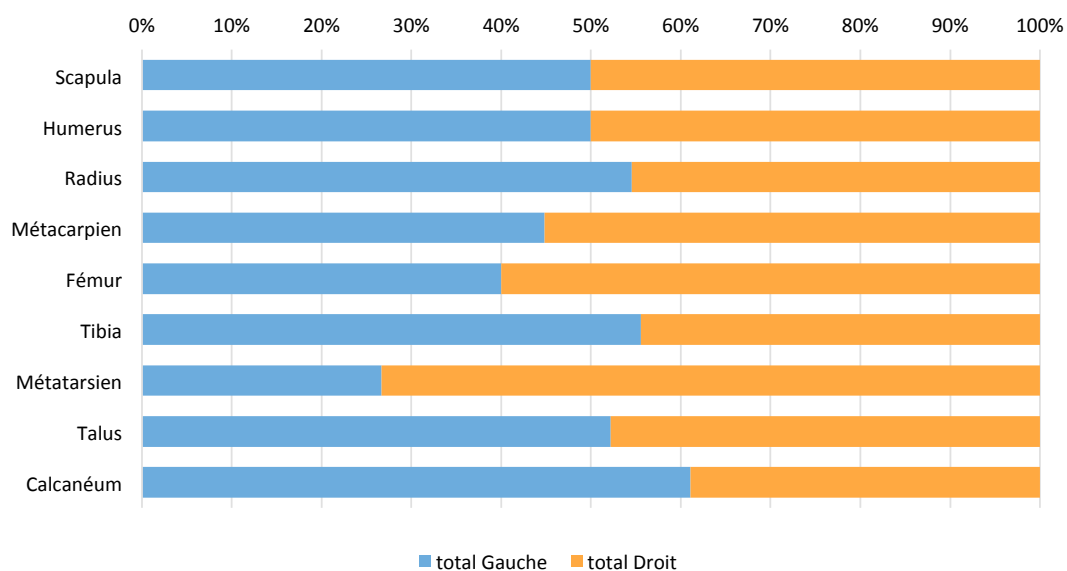


Fig. 6: Répartition globale des os des membres de bovinés selon la latéralité. D : droite ; G : gauche (50 % = égalité entre éléments D et G).

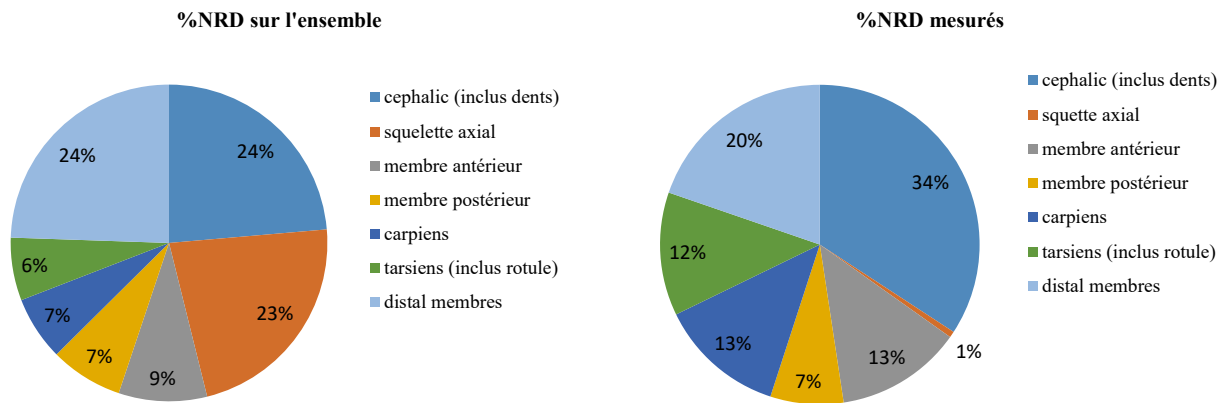


Fig. 7: Pourcentage du matériel osseux et dentaire de bovins déterminables vs mesurés.
Nota: le distal des membres inclus les phalanges, sésamoïdes et métapodes résiduels.



Fig. 8: Métacarpiens (vues face antérieure à gauche et face postérieure à droite); R47#1042 Ensembles 5+6, droit, mâle et P48#803 Ensemble 4+inter, gauche femelle (photos Brugal, DAO Castel; échelle 4 cm).

est estimé pour chaque ES, mais aussi pour le matériel N/A et de surface, ainsi que globalisé, c'est-à-dire sans tenir compte de la stratigraphie et des ensembles distingués (Tabl. 2). L'ENS 3 livre le plus grand nombre d'individus ($n = 10$) de pair avec la plus grande abondance de matériel. Suivant les calculs effectués, le NMI global est de 19 au minimum, et de 38 au maximum, si l'on tient compte du matériel N/A et de surface. Lorsque ces derniers sont exclus, nous arrivons à un NMI de 25 ce qui nous semble plus raisonnable; cet exercice servant alors à illustrer la

variabilité d'une telle estimation dans des remplissages parfois peu cernés chronostratigraphiquement.

La structure populationnelle globale des bovins est de: 12 % de mâle, 40 % de femelle (adultes, fondées sur des critères métriques), 32 % de jeunes adultes et 16 % de très jeunes (Fig. 8). Mâles et femelles sont a priori présents dans chaque ensemble (à l'exception de l'ENS2 pour les mâles) ainsi que des juvéniles. De plus, ils sont toujours accompagnés de très jeunes (équivalent parfois à des mort-nés et/ou proches de leur naissance). Cette

Tableau 1 : Décompte (NRD) suivant la latéralité (gauche, droite et indéterminé), l'âge (adulte, subadulte/juvenile et très jeune/mort-né voire fœtus (jj)), et le sexe (M = mâle, F = femelle).

	Ensemble 2					Ensemble 3														
	Gauche			Droit			indét			Total	Gauche			Droit			indét			Total
	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj		ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	
Scapula	2F		1	1F			1			5	1M+1F		1M+5F			2			10	
Humérus	1									1	1		1						2	
Radius		1		1	1					3	2	1	1					1	5	
Mcc				1F+1						2	2F	3	1M+2F		1				9	
Fémur		1			1					2	1			1	1		2		5	
Tibia			1		2					3	2	2	1	2					7	
Mtt				1	1					2	1F		1M+3F	2				2	9	
Talus		2								2	3M+3F		4F	2	1				13	
Calcaneum		1								1	3	1	1				1		6	
Ph I	4	1			2		1			8	11	3	13	1		2	2	1	33	
Ph II	1	2		3	2					8	4	2	12	1		0	1		20	
NRD=NME	8	8	2	8	9		2			37	35	12	46	9	3	4	6	4	119	
NMI	2	2	1	2	2						6	3	6	2	1					
NMIc (sex/âge)	2F + 2 juv + 1 jj										5	1M et 5F + 3 juv + 1 jj					10			

	Ensemble 4 & 4+inter					Ensemble 5+6														
	Gauche			Droit			indét			Total	Gauche			Droit			indét			Total
	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj		ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	
Scapula	1F			1F						2									0	
Humérus	2			2		1				5							1		1	
Radius										0									0	
Mcc	1M+2			1M+1						5		2	1M					1	4	
Fémur		2		1	1					4									0	
Tibia	1	1		1						3									0	
Mtt				2						2									0	
Talus	1F			2F						3									0	
Calcaneum	2		1	1						4		1							1	
Ph I	6			7			3	2		18	1	1	1						3	
Ph II	3			3			1			5	1							1	2	
NRD=NME	19	3	1	22	1	1					2	4	2				1	2	11	
NMI	3	2	1	3	1	1					1	1	1							
NMIc (sex/âge)	1M et 2F + 2 juv + 1 jj										6	1M + 1 juv + 1 jj					3			

Tableau 1 : Suite

	N/A										surface											
	Gauche			Droit			indét			Total	Gauche			Droit			indét			Total		
	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj		ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj			
Scapula	2M+2cfM			2F						6										0		
Humérus	1	1		1		1				4										0		
Radius		1		1	1					3										0		
Métacarpien	1F	1		1M	2		1			6	1M	1M+2F		1	1	1				7		
Fémur				1							1										0	
Tibia		2	1	2							5										0	
Métatarsien	1F	2		1M				1F				5	1F	2				1M+1F+1i			6	
Talus	2F	1		1M							4	1									1	
Calcaneum		2		2	3				7										0			
Phalange I	5	2		4				1	2				14							0		
Phalange II	2	1		5				1			9										0	
NRD=NME	16	13	1	21	6	1	1	4				64	2	2	4	1	4	1				14
NMI	4	2	1	3	2								2	2	3	1						
NMIc (sex/âge)	4M et 2 F + 2 juv + 1 jj									9	1M et 2 F + 1 juv									4		

	TOTAL											
	Gauche			Droit			indét			Total		
	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj	ad	sa/j	jj			
Scapula	9		1	10				3				23
Humérus	5	1		4		2	1			13		
Radius	2	3		3	2		1			11		
Métacarpien	7	6		12	3	1	1	2	1	33		
Fémur	1	3		2	3	1	2 0			12		
Tibia	3	5	2	4	4				18			
Métatarsien	3	4		8	3		5	2			25	
Talus	9	3		8	2	1				23		
Calcaneum	5	5	1	4	3	1			19			
Phalange I	27	7		25	3	4 7 3			76			
Phalange II	11	5		23	3	3 1			46			
NRD=NME	82	42	4	103	26	5	12	16	8	299		
NMI	18	12	3	19	8	2						
NMIc (sex/âge)	12 + 5 juv + 2 jj									19		

M=male, F=femelle, NMI=nombre minimal d'individus (c: combinaison)

Tableau 2: Synthèse des NMIc des bovinés de l'Igue du Gral (âge et sexe mélangés). * toutes les données cumulées.

ENS	Postcrânien					Dents
	ad		juv	jj	total	total
	M	F				
2		2	2	1	5	3
3	1	5	3	1	10	9
4/4+i	1	2	2	1	6	4
5+6	1		1	1	3	2
N/A	4	2	2	1	9	6
surf	1	2	1		4	3
total	8	14	11	5	38	27
total hors N/A+surf	3	10	8	4	25	18
Grand Total*		12	5	2	19	21

réurrence à travers le temps indique nettement une mortalité dominante de femelles et de leurs petits, bon indicateur d'un facteur de saisonnalité, proche de la période des naissances, soit de la fin du printemps au début de l'été. La présence de mâles en outre suppose des troupeaux mixtes, pouvant être en relation avec des mobilités grégaires passant d'une zone à l'autre, par exemple se déplaçant depuis les plaines en basses altitudes jusqu'aux contreforts quercynois et caussenard du Massif central en bonne saison. Il n'est donc pas possible de totalement exclure d'autres saisons de mortalité, en particulier l'automne lorsque les troupeaux se forment lors de la période de reproduction. On notera également qu'en définitive, relativement peu d'individus sont piégés; les adultes ne représentent globalement que la moitié du matériel fossile, soit une douzaine d'individus sur une période de temps de l'ordre de 20 000 ans (sachant que les plus jeunes ne font que suivre leurs parents dans ces accidents). Ainsi ces événements accidentels restent relativement peu fréquents; il s'agit de cas rares de quelques sujets soit poussés au sein de troupeaux lors de déplacement, soit tombant de manière isolée, car agissant de manière téméraire ou étourdie, s'approchant trop près de 'trous' et puits naturels tels que les igues. Ces gouffres génèrent une différence de température entre intérieur et extérieur qui peut entraîner une croissance végétale différentielle, plus importante autour de ces cavités suscitant l'intérêt attractif 'alimentaire' et donc leurs fréquentations. En outre, ils peuvent être entièrement comblés de neige pendant l'hiver. Ces accidents sont d'autant plus probables que la vision des bisons reste relativement faible alors qu'ils ont un meilleur odorat (cas notamment du bison d'Europe, Heptner *et al.*, 1989).

Une deuxième estimation des NMI est basée sur le matériel dentaire (Tabl. 3), tenant compte des âges (dents jugales lactéales et définitives, soit juvéniles et adultes) et de la latéralité. Les dents jugales inférieures sont mieux représentées que les dents supérieures, plus grosses et

sujettes à la destruction. Les NMIc obtenus pour les dents sont en deçà de ceux obtenus sur le postcrânien (voir Tabl. 2), à l'exception cependant du calcul basé sur la totalité du matériel (*i.e.*, sans tenir compte du découpage par ensembles), avec 21 individus présents à partir des dents; soit une différence de 2 individus avec le postcrânien, mais en fait de 4 individus si on exclut des ossements des très jeunes. La variabilité des estimations des nombres d'individus est donc relativement importante à la fois suivant le matériel considéré, mais aussi suivant le découpage stratigraphique, et probablement également selon l'emprise (*i.e.*, surface) de fouille concernée. Cette unité analytique fournit toutefois une estimation, somme toute relative, de la biomasse animale fossile existant, mais aussi souligne de nouveau la rareté de ces événements accidentels au cours du temps.

3. ÉTUDE MORPHOMÉTRIQUE : SEXAGE, COMPARAISON INTRA-(GRAL) A INTER-SITES ET AUTRES SÉRIES DE COMPARAISONS

Super-Ordre Paraxonia Marsh, 1884
 Ordre Artiodactyla Owen, 1848 (clade Cetartiodactyla)
 Sous-Ordre Ruminantia Scopoli, 1777
 Infra-Ordre Pecora Linné, 1758
 Super-Famille Bovoidea Simpson, 1931 (= *Tauroidea* Frechkop, 1955)
 Famille Bovidae Gray 1821 (= *Cavicornia* Illiger, 1811)
 Sous-Famille Bovinae Gill, 1872
 Tribu Bovini (Simpson, 1945)
 Genre *Bos* Linné, 1758
 Genre/Sous-Genre *Bison* Smith, 1827 [*Bos (Bison)*]
 Espèce *schoetensacki* Freudenberg, 1914
 Espèce *priscus* Bojanus, 1827
 Espèce *bonasus* Linné, 1758

3.1. Crâne et dents

Comme indiqué, les parties céphaliques sont très mal conservées (ex. pas de chevilles osseuses complètes ou sub-complètes; un fragment de nasal...). Seuls quelques fragments de maxillaires (n = 3) et mandibules (n = 7), avec dents, sont présents dans les ensembles supérieurs (Fig. 9); certaines portent encore des dents lactéales et le degré d'usure et d'éruption permet d'estimer leurs âges (Tabl. 4), à partir des dates connues pour le bison (par ex. Reher & Frison, 1980; Węgrzyn & Serwatka, 1984). Un fragment de mandibule d'adulte (série p4-m3), de petite taille et de fossilisation différente, provient de la partie la plus supérieure du dépôt et a été attribué à *Bos taurus*. Les dents lactéales sont informatives, car elles permettent de préciser quelque peu les facteurs saisonniers (*e.g.*, David & Farizy, 1994): nous n'avons que 7 dP4 inférieures (il s'agit de dents en général plus fragiles que les définitives), mais elles montrent a minima trois groupes (Fig. 10), séparés par des hiatus: le premier (hauteur entre

Tableau 3 : Décompte (NMI) du matériel dentaire suivant âge et latéralité

	ENS 2		ENS 3			ENS 4+4+i		ENS 5+6		N/A		surface		Total			
	G	D	G	D	indét.	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	indét.	
INF																	
dp3				1							1			0	2		
dp4	1					1			1		1		1	3	3		
m1	2		6	3	1	1					4	6		13	9	1	
m2	2		5	4	2		1	1	1	1	4	8	2	2	14	16	2
m1,2	1	2									1		1	3	2		
m3	2	1	8	1		1	1				1	5		12	8		
p2	1		2	1							3	2		6	3		
p3	1		3	3		1			1		3	3		9	6		
p4	1	1	5	1					1		2	4		9	6		
p2,3																0	
p3,4			1								1			2			
total	11	4	30	14	3	4	2	3	2	20	30	3	3	71	55	3	
NMIc	2 ad + 1 juv		8 ad + 1 juv			1 ad + 1 juv		1 ad + 1 juv		4 ad + 1 juv		1 ad + 1 juv		16 ad + 3 juv			
SUP																	
dP2			1											1			
dP3	1			1		2	1			2	1			5	3		
dP4	1	1		1		1				1				3	2		
M1	1	1	5	2		2				5			1	13	4		
M2			5	5		3				4	1		1	12	7		
M1,2																	
M3	1		3	3		2				4	2	1	2	11	7		
P2	1	1	1	3		2	2		1					4	7		
P3		2	4	4		3	1				1		2	9	8		
P4			4	3		2		1	1	1	1	1	1	9	5		
P2,3			1						1					1	1		
P3,4										1	1			1	1		
total	5	5	24	22		17	4	1	3	18	7	4	4	69	45	0	
NMIc	1 ad + 1 juv		5 ad + 1 juv			3 ad + 1 juv		1 ad		4 ad + 2 juv		1 ad		13 ad + 5 juv			
Total	16	9	54	36	3	21	6	4	5	38	37	7	7	140	100	3	
NMIc	2 ad + 1 juv		8 ad + 1 juv			3 ad + 1 juv		1 ad + 1 juv		4 ad + 2 juv		1 ad + 1 juv		16 ad + 5 juv			

27.5 et 25 mm) désigne des dents à l'état de germe (*i.e.*, dents non usées), ce qui correspondrait à un âge proche de la naissance (0 jour à 1,5 mois), suivi par un deuxième groupe (hauteur entre 22,5 et 20 mm) correspondant à un âge estimé à 5-6 mois et enfin un troisième groupe, plus étalé (hauteur entre 17,5 et 10 mm) correspondant à un âge de 8-9 mois (une mandibule, O49#362 – Tabl. 4 – avec m1 en cours d'éruption) jusqu'à au moins 18 mois (hauteur entre 12,5 et 10 mm), proche de leur chute définitive. Cette relative discontinuité d'usure de ces lactéales indique une saisonnalité centrée à la fois autour du printemps, mais aussi vraisemblablement à l'automne. Le faible effectif ne permet pas d'aller au-delà, mais il est néanmoins intéressant, car il démontre plusieurs saisons de mortalité dans l'accumulation des bisons du Gral.

La morphologie des dents de bovins a fait l'objet de nombreux travaux, notamment dans l'objectif de différencier *Bos* de *Bison*. Plusieurs critères anatomiques et

indices biométriques ont été relevés, présentés dans une synthèse bien illustrée (Slott-Moller, 1990; voir également Auguste, 1995; Fernandez, 2006). Nous reprenons ici un tableau proposé dans le travail de thèse de M. Gerbe (2010, non publié) (Tabl. 5), avec quelques critères fournis par différents auteurs, que nous avons collationnés ensemble. Il n'en demeure pas moins qu'il reste malaisé, en particulier sur des faibles effectifs dentaires, de déterminer les deux genres, sans parler au niveau spécifique, car certains critères semblent assez variables, s'exprimant plutôt en termes de fréquence. Par exemple, la présence d'un îlot d'émail sur les molaires supérieures serait plus fréquente chez *Bos*; cependant, la plupart des dents de bison européen observé (collection de Bialowieza, Pologne) possèdent cet îlot. L'existence d'une colonnette accessoire entre les 2^e et 3^e lobes des troisièmes molaires inférieures est nettement plus fréquente chez *Bos*, et un pilier lingual sur les faces linguales des molaires

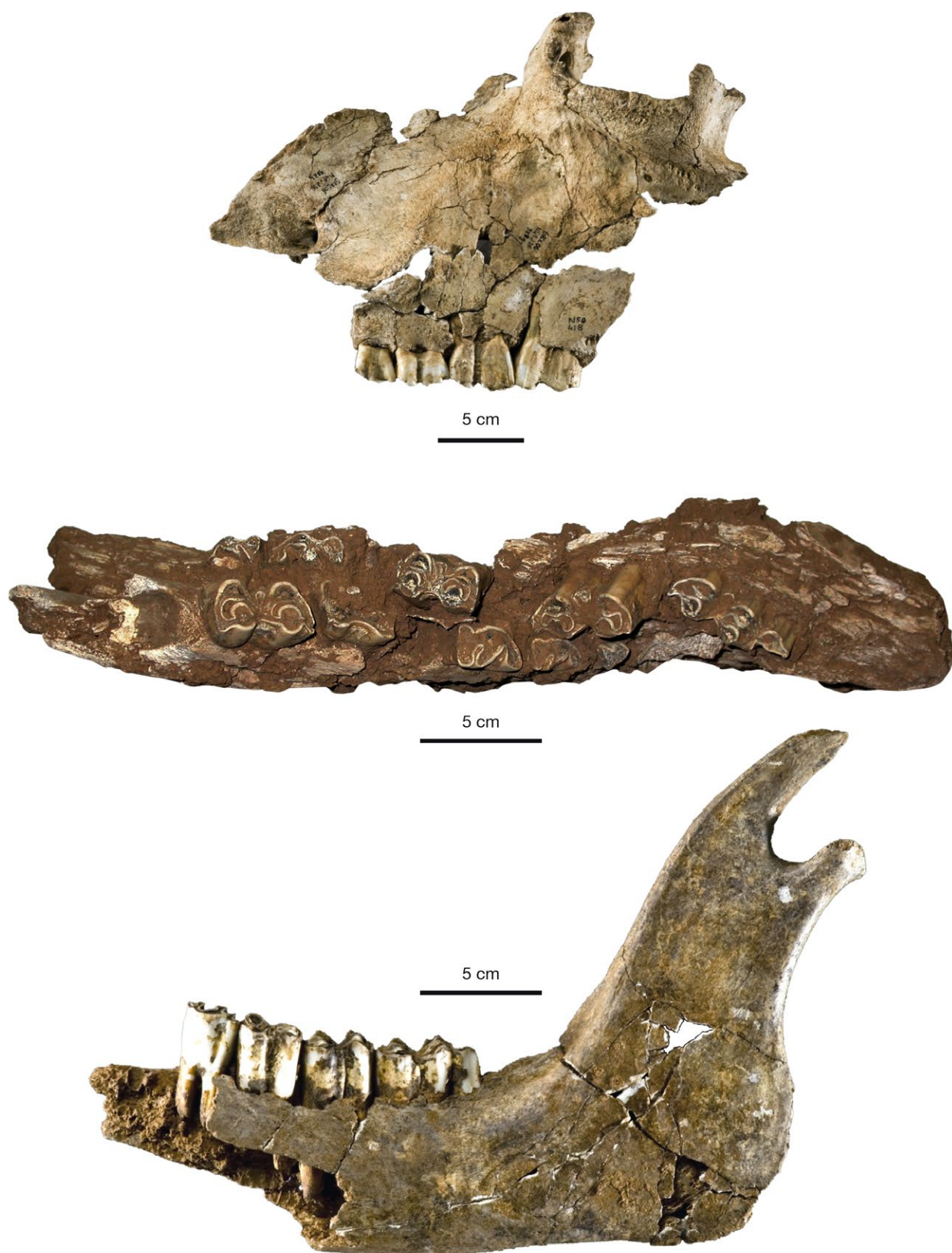


Fig. 9: Vestiges crâniens et mandibulaires de bison ; de haut en bas : N49#588+N50#408, Maxillaire gauche de bovinés (P4-M3) remontant jusqu'à la base de l'orbite : noter les fragmentations et l'écrasement in situ de cette pièce (plusieurs numéros) ; M48#300 N/A, deux hémimandibules d'un même individu, tête-bêche et déformées ; P46#104 Ensemble 2, hémimandibule G (p4-m3) (photos Castel, DAO F. Marteau-MHNG).

Tableau 4 : Mandibule (Md) et Maxillaire (Mx) avec hauteur des couronnes (pris sur le 1^{er} lobe, respectivement métaconide et paracône pour les molaires) et estimation des âges.

	côté	ENS	dP4	M1	M2	M3	est. Age
Md							
L50#212-213	D	N/A		47,2 us. tous les lobes	65,3 en cours érupt	/ dans Md	8-15 mois
O49#362	G	2	16,5	en cours érupt	début perce		4-6 mois
P46#104	G	2	(P4 en place)	25,7	e.35,2	déb usu 3 ^e lob	34-36 mois
Q47#26	D	3		e.34,5	/	en cours érupt., lég. us. 1 ^{er} lob	25-28 mois
O44#2	D	N/A		28,1 col. fusion.	e.42 col. us. non fus.	50,1 col. non usée	4 ans
Brèche	G	N/A		10,2	21,6		vieil adulte
Mx							
N50#418	G	N/A		16,4	24,8	28	vieil adulte
O49#541	D	2	20,6	(48-50) en cours érupt	/		4-6 mois
X	G	N/A		29,6	41,3	45	adulte

us. = usure ; érupt = éruption ; col. = colonnette interlobaire

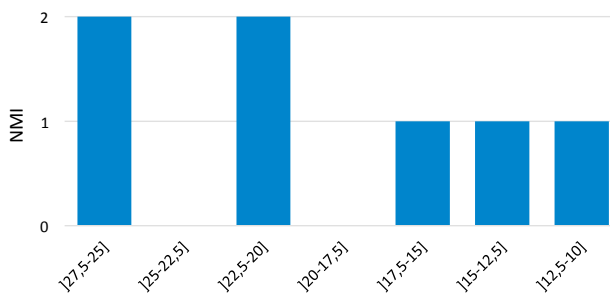


Fig. 10: Histogramme des hauteurs des couronnes (paraconide, en mm) des dP4 inférieures (voir texte).

supérieures (cf. *infra*) apparaît plus souvent chez *Bison* (Brugal, 1994-1995). Un travail morphologique plus élaboré reste encore à réaliser sur cette question de distinction taxinomique (genre, espèce) du matériel dentaire des bovinés. En ce qui concerne les dents du Gral, la plupart des observations vont dans le sens d'une détermination à *Bison*, et seule une étude morphométrique sera développée dans cette contribution.

Auparavant, nous voudrions signaler quelques caractères anatomiques particuliers, pouvant être qualifiés de caractères discrets. Il s'agit de la présence d'un pli se développant dans le sens vestibulo-lingual et situé mésialement sur les molaires inférieures (m1 à m3) et pouvant s'apparenter à un pli caprin. Il affecte quatre dents qui désignent probablement le même individu: M48#199 m1 droite et #169 m1 gauche sans provenance stratigraphique; P48#236 m1,2 gauche et P47#626 m3 gauche de

l'ENS 3. Un autre caractère est également présent sur le flanc vestibulaire des molaires supérieures sous la forme d'une colonnette interlobaire assez longue (n = 6, compris entre 18,8 et 21,8 mm) et large de forme aplatie, ou de simple bourgeon (n = 2). Cette formation concerne 8 dents, soit 4 dents gauches (2 M2 et 2 M/) et 4 dents droites (1 M2 et 3 M3) provenant essentiellement des ENS 2 et 3. L'existence de telles structures, même si cela paraît un peu anecdotique, devait être sous contrôle génétique, ce qui suppose un certain degré d'homogénéité des populations de grands bovidés du Gral. Cette homogénéité pourrait désigner une même population à travers le temps qui partage des relations proches de parenté (*i.e.*, reproduction), et dont les individus se retrouvent régulièrement dans cette zone de passage ou de fréquentation des troupeaux.

Une analyse biométrique sur le matériel dentaire a été effectuée en prenant les mesures suivantes (en mm): Longueur (diamètre mésio-distal, DMD) et largeur (diamètre vestibulo-lingual, DVL) occlusales et au collet, hauteur de la couronne (métacone et métaconide des molaires, hauteur maximale sur les prémolaires), accompagnées d'observation sur la latéralité (gauche, droite) le degré d'usure et l'âge relatif de la dent (juvénile, jeune adulte, adulte, adulte âgé, vieil adulte). Les incisives ont fait l'objet d'un seul décompte avec indication d'un âge relatif en fonction de leur état (germe) et usure. Ces données seront utilisées afin de dresser des courbes d'âge (ou profil de mortalité) en fonction de la hauteur des couronnes, afin d'inférer un scénario 'global' sur le type de mortalité. L'ensemble des données est cumulé afin de disposer d'un effectif suffisant pour ce

Tableau 5 : Critères morphométriques proposés par différents auteurs (par ordre chronologique) ; certains critères se recoupent. M = Molaire, PM = prémolaire (modifié d'après Gerbe, 2010).

AUTEUR	DATE	DENT	BISON	BOS
Deperet	1884	M1, M2 inf	colonnnette accessoire pas détachée du fût	colonnnette accessoire plus ou moins détachée du fût
Deperet	1884	M sup et inf	pas de pli transverse mésialement	souvent pli transverse mésialement
Boule	1910	M sup	elles sont de forme carrée	elles sont de forme rectangulaire
Boule	1910	M sup et inf	s'épaississent plus brusquement vers le collet	Pas d'épaississement
Boule	1910	M sup et inf	autant développées en longueur qu'en largeur	plus développées en longueur qu'en largeur
Sokolov	1962	Maxillaire	Indice L P2-P4 x 100 / L P2-M3 est fort	indice L P2-P4 x 100 / L P2-M3 est faible
Stampfli	1963	M3 inf	3° lobe plus orienté côté vestibulaire	3° lobe distal plus dans prolongement de l'axe méso-distal
Stampfli	1963	M3 inf	3° lobe pincée (vue distale)	3° lobe non pincé (vue distale)
Stampfli	1963	M3 inf	colonnnette rarement présente entre 2° et 3° lobe	colonnnette plus présente entre 2° et 3° lobe
Prat	1968	M sup	flot d'émail rare (face occlusale)	flot d'émail fréquent (face occlusale)
Byrne	1979	M sup	colonnnette interlobaire plus courte (face linguale)	colonnnette interlobaire plus longue (face linguale)
Byrne	1979	M3 inf (parfois aussi M1 M2)	Au niveau du bord lingual de la section du collet, il y a un fort décalage entre les deux convexités (mésiale et distale), la section a une forme de trapèze	au niveau du bord lingual de la section du collet, la convexité mésiale est quasi au même niveau que la convexité distale, la section a une forme de rectangle
Delpech	1983	M sup et inf	plus épais : indice diamètre vestibulo-lingual/mésio-distal x 100 plus élevé	moins épais : indice diamètre vestibulo-lingual/mésio-distal x 100 moins élevé
Delpech	1983	M inf	ectostylide plus court	ectostylide plus long
Delpech	1983	M inf	gouttière linguale entre métaconide et entoconide profonde et étroite	gouttière linguale entre métaconide et entoconide large avec un méplat au fond
Delpech	1983	M3 inf	fût courbe (vue mésiale)	fût rectiligne (vue mésiale)
Delpech	1983	M sup	entostyle court et pincé entre les deux lobes, proche du collet	entostyle plus long, quelquefois allongé et large, avec une crête sur toute sa longueur se prolongeant sur la racine linguale
Delpech	1983	M inf	diamètre de l'ectostylide plus large	diamètre de l'ectostylide moins large
Delpech	1983	M3 inf	3° lobe (distalement) constant ou se rétrécit vers le collet	3° lobe (distalement) s'élargit de la couronne au collet, et en retrait des deux autres lobes
Ait Fora	1986	PM inf	absence d'un méplat mésial	présence d'un méplat mésial
Slot Moller	1990	I et C	hauteur de leur couronne moins forte	hauteur de leur couronne plus forte
Slot Moller	1990	PM sup	bords lingual et vestibulaire (vue mésiale) apparaissent convergents vers l'extrémité libre de la dent	en vue mésiale les bords lingual et vestibulaire (vue mésiale) apparaissent subparallèles
Slot Moller	1990	P3 et P4 inf	métaconide développe une aile distale et se soude à l'entoconide sur toute sa hauteur	métaconide, très polymorphe, parfois dédoublé, est toujours nettement séparé de l'entoconide (sauf à la base)

genre d'exercice. Par ailleurs, il faut noter qu'en raison de la morphologie des dents, notamment des molaires, les dimensions occlusales varient assez fortement selon le degré d'usure; c'est pourquoi les mesures au collet (ou 1 à 2 cm au-dessus de celui-ci) sont généralement privilégiées par les auteurs et autorisent une comparaison plus fiable. Nous avons initié une comparaison biométrique sur les molaires supérieures et inférieures (Tabl. 6 et Fig. 11), élargie aux genres *Bison* et *Bos* provenant de sites, de chronologies et d'auteurs très divers (fossile à actuel, Europe à Amérique du Nord); cependant force est de reconnaître que la prise de mesures est également diverse, et donc variable, et si les mesures au collet et jusqu'à 2 cm du fût (à partir du collet) sont assez similaires et potentiellement comparables, les dimensions occlusales, si non liées à un degré d'usure, seront plus délicates à confronter d'une série à l'autre.

Une série de diagrammes bivariés (DMD x DVL) a ainsi été élaborée sur les molaires (Fig. 11), où seules les moyennes par taxon et sites sont indiquées; nous y avons rajouté la moyenne des moyennes² pour les genres fossiles *Bison* et *Bos* européen.

Molaires supérieures: les dents de bison sont globalement plus petites que celles de l'aurochs, bien visibles sur le DMD avec un DVL très comparable. La différence la plus importante concerne les M3, avec une relative meilleure distinction entre les genres (*i.e.*, faible recouvrement), bien que la variabilité entre séries de *Bos* soit plus importante pour cette dent (en particulier avec les M3 plus fortes de Biache). Parmi les séries de *Bison*, les variations affectent tant le DMD que le DVL (mais moins net pour M3); les collections dentaires de l'Arquet, des Fieux K ouest et du Gral sont parmi les plus petits en taille, alors que celles de Mauran et les Fieux G5-G6 sont parmi les plus grandes. On constate cependant une certaine hétérogénéité dans ces mesures: par exemple, dans le cas des Fieux K ouest, si les M1 et M2 sont assez petites, la M3 est par contre de taille plus grande; d'autres cas sont visibles, et globalement il n'est pas possible d'inférer des relations d'ordre chronologique ou environnemental à ces données. Pour les séries de *Bos*, les variations pour les DVL sont grandes sur la M1, et grandes pour le DMD sur les M2 et M3. Les dents les plus petites désignent les sites de l'Arquet, Livernon (moins net pour M1 et M3) et Fontéchevade alors que les sites, plus anciens, de Lunel-Viel, Biache et le Bau de l'Aubesier ont des dents assez fortes (moins net pour les M3 du Bau). Ici aussi, les relations entre dents, rangs dentaires et sites sont parfois peu homogènes en termes de biochronologie ou de climats.

Molaires inférieures: les dents de bison sont globalement (*i.e.*, en moyenne) plus petites que celles de l'aurochs, plus visibles sur les DMD, mais ceci doit être

modulé en fonction des sites pris individuellement. Les variations entre sites/échantillons sont en effet importantes: les m3 sont relativement les plus distinctes entre les genres, et les m1 de bison ont une grande dispersion. Parmi le genre *Bison*, les dents de l'Arquet et Coudoulous I sont de petite taille et le Roc de Marcamps II livre les dents les plus grandes; le Gral a une position intermédiaire, peu éloigné de Combe-Grenal (données globalisées de ce site pour les couches rapportées au MIS 4-3) et de Mauran. Cependant, dans le cas de Combe-Grenal, les m3 sont relativement petites par rapport aux m1 et m2. De même, les Fieux K ouest ont des petites m1, mais des m2 et m3 de grande taille. Chez *Bos*, le matériel de Livernon, Fontéchevade a les plus petites molaires (et aussi pour les m3 du Bau); Biache et Lunel-Viel ont les dents les plus fortes.

Il n'a pas été possible de tester statistiquement toutes ces différences, car les données brutes permettant de calculer les écarts-types et variances (par série ou globalisés) nécessaires pour effectuer des tests ne sont pas toujours publiées. Cependant, il faut relever à la fois le recouvrement métrique important des séries et de ces deux taxons, et aussi une certaine hétérogénéité entre rangs dentaires, en partie due à des questions d'effectifs, mais aussi de la méthodologie de mesures (*cf. supra*). Pour comparaison, nous avons rajouté la moyenne d'une population actuelle de bison européen de Pologne, nettement plus petite en particulier sur les DVL (dents très étroites); il en est de même pour les bisons nord-américains du début de l'Holocène avec un DMD important, mais un petit DVL. Nous avons écarté de ces graphiques, le site russe (Nord Caucase) d'II'Skaia rapporté au SIM 3-2, car le matériel est systématiquement de taille inférieure aux bisons des sites ouest-européens, montrant des dents assez longues, mais nettement plus étroites (voir Tabl. 6), somme toute plus comparable aux valeurs de l'actuel bison européen, ce qui pourrait rejoindre les observations faites en paléogénétique (*cf. supra*). La forme d'II'Skaia pourrait-elle désigner un proto-bison européen?

S'il est possible de retrouver une certaine correspondance dimensionnelle entre dents supérieures et inférieures suivant les sites, par exemple des dents de petite taille pour le bison de l'Arquet, pour l'aurochs de Fontéchevade ou celui de Livernon, ou encore à l'opposé des dents plus fortes chez le bison des Fieux G5-G6 ou pour les aurochs de la fin du Pléistocène moyen (Lunel-Viel, Biache, Bau), il semble encore peu assuré de pouvoir biométriquement séparer les genres et aussi de raccrocher la taille des individus des sites (si l'on suppose une relation entre taille corporelle et taille des dents) soit à la chronologie soit à des conditions climatiques locales. Les bisons concernés ici sont tous datés du Pléistocène supérieur, et montrent une moindre variabilité que l'aurochs avec des séries du Pléistocène moyen et supérieur, avec des molaires du premier généralement de plus petites dimensions que celles de l'aurochs. En ce qui concerne les bisons du Gral, leurs molaires supérieures ont une

² Calcul selon la formule $m = (n_1m_1 + n_2m_2 + n_3m_3 + \dots) / (n_1 + n_2 + n_3 + \dots)$, où n_1 et m_1 sont respectivement l'effectif et la moyenne de la série 1, etc.

Tableau 6 : Mesures (en mm) du matériel dentaire (molaires) du Gral et d'autres séries/taxons. n = effectif, min. = minimum, max. = maximum, moy = moyenne, s = écart-type

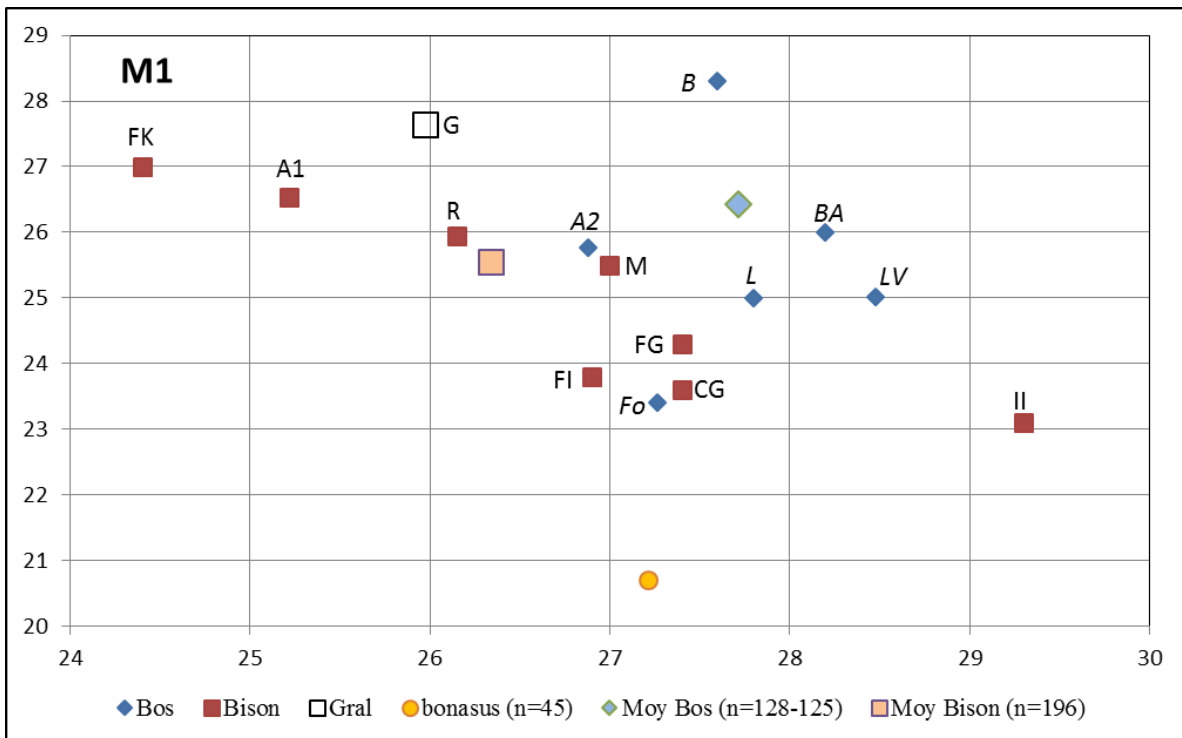
	M1				M2				M3				m1				m2				m3			
	DMD0	DVL0	DMD1cm	DVL1cm	DMD0	DVL0	DMD1cm	DVL1cm	DMD0	DVL0	DMD1cm	DVL1cm	DMD0	DVL0	DMD1cm	DVL1cm	DMD0	DVL0	DMD1cm	DVL1cm	DMD0	DVL0	DMD1cm	DVL1cm
<i>Bos primigenius</i>																								
Lunel-Viel - Brugal n.d. / MIS 9-7																								
n	11	11	12	12	8	8	6	6	1	1	1	1	15	15	4	5	2	2	1	1	3	3	2	2
min	34,5	19	26,3	23	34,6	20	28,4	24,5					26,5	12	26,3	16,7	31,5	15,1			42,2	14,3	47,5	17,2
max	38,5	26	30	26,5	38	26	34,4	27					37	18,7	28,8	27,9	34,7	20,2			48,2	18,6	49,4	19,1
moy	36,04	21,95	28,48	25,02	36,50	21,34	31,75	25,82	36,00	27,50	37,00	28,00	34,21	13,63	27,48	19,86	33,10	17,65	33,20	17,20	44,33	15,73	48,45	18,15
s	1,05	2,45	1,20	1,06	1,35	1,92	2,50	1,16					2,76	1,77	1,08	4,60					3,35	2,48		
Bau de l'Aubesier - Fernandez, 2006 / MIS 7-5																								
n	46	41	24	24	35	36	50	44	44	44	36	36	41	37	27	29	30	31	25	26	34	33	23	22
min	23,4	18,5	24	23,2	29,2	23,8	24	19	30	17,5	31	25,7	22,4	13,3	23	15,7	27	13,5	28,7	18,5	37,9	13	40,9	17,6
max	38	26	30,6	28,7	35,8	33,2	38,2	32	38,3	27	39	32	35	19,8	32	19,6	38,3	20,8	34	21,7	50,4	19,6	49,6	21,3
moy	30,1	22,1	28,2	26	31,5	27,6	33,7	22,5	34,4	21,9	34,8	28,5	29,2	15,7	27,3	17,8	32,9	16,1	31,1	20	44,1	16,4	45,3	19,4
s	3,3	2	1,9	1,5	1,6	2	2,5	2,7	2,1	2,2	2,3	1,8	2,8	1,6	1,7	0,9	2,5	1,6	1,6	1	2,9	1,7	2,6	0,8
Biache-Saint-Vaast - Auguste, 1995 / MIS 5																								
n	23	23	47	44	50	46	75	68	60	62	75	75	48	46	53	51	48	46	70	51	71	80	76	86
min	27,5	20,5	24	25,4	30,9	20,7	28,2	26,6	33,8	18,5	33	26,1	26	14,3	24,1	16,8	26	14,3	29,2	16,8	35,5	14,1	34,8	17,7
max	36	26,3	32,5	30,8	40	31,5	37,3	34	42,8	31,5	48,5	36,7	32,5	20,2	34	21,6	32,5	20,2	36,9	21,6	54,3	21,6	56,4	23,4
moy	30,8	23,7	27,6	28,3	35,6	26,5	32,7	30,2	37,7	26,1	38,6	29,9	29,3	18	27,6	19,8	29,3	18	32	19,8	47,5	18,7	48,7	20,5
s	1,7	1,6	1,6	1,2	2	2,4	1,9	1,7	2	2,5	2,8	1,8	1,6	1,5	1,2	1	1,6	1,2	1,7	1	3,6	1,8	4	1,2
Fontchevade - Brugal, n.d. / MIS 5																								
n	5	5	3	3	6	6	4	4	4	3	4	3	2	2	1	1	5	5	4	3	7	7	6	6
min	27,4	18	25,5	23	32,3	18,3	26,5	24,7	31,2	23,3	31,3	25,8	29,7	15,8			30	12,8	19	17,7	41,6	14	42,5	18
max	33,3	22,2	29	23,8	34,3	25	33,5	27,5	36,3	25,9	37	30,2	30,2	19			37	23,5	30,4	21,2	48	19	49,3	21,2
moy	30,18	19,5	27,26	23,4	33,15	21,91	31,07	26,5	34,72	24,96	34,4	27,66	29,95	17,4	27	18,3	33,66	17,06	25,5	20,03	44,88	16,48	45,91	18,98
s	2,19	2,26	1,75	0,4	0,89	3,21	3,11	1,23	2,36	1,44	2,78	2,27					2,54	4,13	4,77	2,02	2,474	1,84	2,82	1,13
Livernon - Slott-Moller, 1990 / MIS 3																								
n		23	23			25	27			24	23			20	21			16	16			23	23	
min		23,6	22			28,6	23			32,5	22,8			21,7	15,9			26,1	17			42,7	16,9	
max		31	27,5			34,5	28,8			38,5	28,2			29	18,5			31,5	21			51,2	19,6	
moy		27,8	25			31,2	25,7			35,3	25,7			26,4	17,5			29,1	18,4			46,3	18,3	
s		2	1,5			1,8	1,3			1,4	1,5			1,7	0,7			1,6	0,9			2	0,7	
Arquet - Chauvet, 2010 / MIS 3																								
			19	19			21	21			16	16			23	23			14	14			11	10
min			20,8	18,2			24,7	21,2			28,4	23			20,6	11,2			26	16,4			42,2	17,5
max			31	29,9			38,7	33,1			41,8	38,4			34	20,7			32,6	20			52	20,3
moy			26,88	25,77			29,94	26,87			34,75	28,93			27,48	16,63			30,06	18,28			46,45	18,79
s			2,75	3,48			3,18	2,62			3,97	3,56			3,18	2,65			1,79	1,33			3,54	0,96
<i>Bison bonasus</i>																								
Actuel - Pologne - Brugal n.d./ MIS 1																								
n	45	45			37	37			29	31			48	48			38	38			29	29		
min	19	17,1			23,3	17,8			27,6	15,8			21,6	10,9			27,1	12			36,9	12,8		
max	33,6	24,8			34,5	31,8			35,4	32,4			32,5	18,2			34,8	19,7			44,6	20,5		
moy	27,21	20,71			29,85	22,56			31,62	22,34			27,28	14,40			30,50	15,87			41,06	16,63		
s	3,70	2,31			2,84	3,29			1,80	3,90			3,12	1,81			2,00	1,99			1,60	2,02		

	M1				M2				M3				m1				m2				m3								
	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}					
Bison Nord-Américain																													
Horner - Todd <i>et al.</i>, 1991 / MIS 1												1-2 cm				env. 2 cm													
n												6	6	25	25	22	22	25	25	9	9								
min												34,00	11,00	23,00	14,00	37,00	11,00	27,00	14,00	44,00	11,00								
max												38,00	12,00	29,00	18,00	42,00	15,00	36,00	18,00	49,00	13,00								
moy												35,50	11,50	26,20	16,40	39,00	12,50	32,60	16,70	46,00	12,20								
s																													
Finley - Todd <i>et al.</i>, 1991 / MIS 1																2 cm				2-4 cm									
n																3	3	25	25	3	3	25	25						
min																36,00	14,00	28,00	15,00	39,00	13,00	42,00	15,00						
max																41,00	15,00	38,00	20,00	42,00	14,00	50,00	20,00						
moy																38,50	14,40	32,70	17,70	40,60	12,90	46,00	16,60						
s																													
Vore - Reher & Frison, 1980 / MIS 1																													
n												418	418					436	436					448	448				
min												16,00	10,00					18,00	13,00					35,00	12,00				
max												28,00	24,00					36,00	23,00					49,00	20,00				
moy												22,90	15,60					30,10	16,50					42,30	15,40				
s												2,20	1,40					2,40	1,70					2,30	1,60				

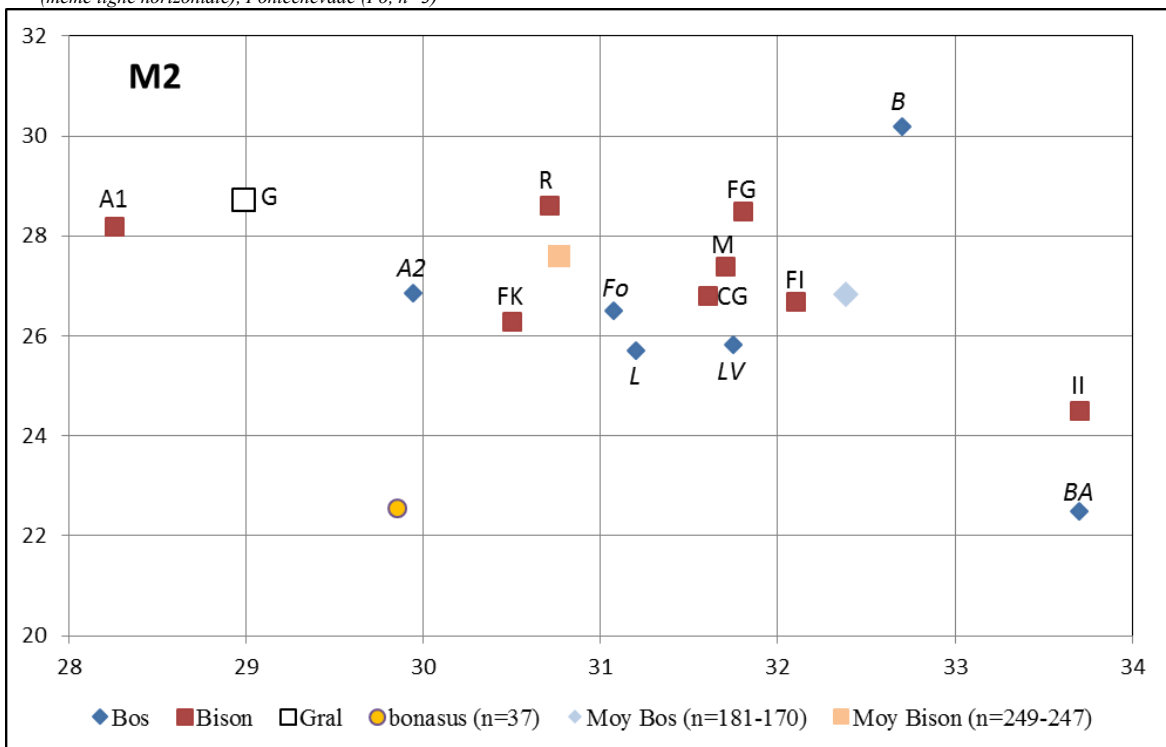
DMD : Diamètre méso-distal ; DVL : Diamètre vestibulo-lingual ; o : occlusal

Jarens : valeurs minimales des DVL

	M1				M2				M3				m1				m2				m3												
	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}	DMD _o	DVL _o	DMDI _{cm}	DVLI _{cm}									
Bison priscus																																	
Coudoulous I-c,4 - Brugal n,d, / MIS6												dents droites				dents droites				dents droites													
n												77	80	68	71	62	67	63	63	64	80	54	67										
min												23,60	12,00	23,20	15,00	28,70	12,00	26,60	17,30	34,00	11,80	34,50	16,70										
max												37,00	19,00	29,30	20,00	38,70	18,60	34,20	22,30	48,00	18,50	50,00	20,50										
moy												30,94	14,60	26,40	17,71	33,38	14,96	30,17	18,87	42,42	14,38	43,88	18,42										
s												3,09	1,70	1,54	0,99	2,61	1,62	1,42	1,00	2,38	1,45	3,04	0,94										
Combe-Grenal - Guadelli, 1987 / MIS 4-3																																	
n	9	9	12	11	13	13	12	12	22	29	22	21	18	17	16	15	18	18	16	16	12	13	10	11									
min	25,5	17,1	25,3	22,1	31,3	13,3	29,2	22,8	28,3	17,7	30	25	24	12,8	25,4	15,7	29,5	14,5	29,2	18	37,1	14	37,8	17,5									
max	35	23,5	31	25,6	37,5	27,8	34,9	29	37,8	26,8	36	29,6	32,8	26,5	31	20	35,9	19,6	35	22,5	49,5	19,5	50,1	21,8									
moy	30,3	21	27,4	23,6	34,1	22,5	31,6	26,8	33,3	22	33	26,9	28,4	17,6	27,3	18	33	17	31,4	19,9	44,2	16,2	43,5	19,2									
s	3,5	2,4	1,7	1,1	1,9	4	1,7	1,7	2,5	2,2	1,8	1,2	2,3	3,7	1,5	1,2	1,6	1,7	1,4	1,1	3,6	1,7	3,3	1,2									
La Quina - Armand, 2005 / MIS 4-3																																	
n																65	65																
min																28	23																
max																37,7	32,2																
moy																33,1	26,7																
s																0,4	0,4																
Mauran - David & Farizy, 1994 / MIS 3												mesures à 2 cm pour toutes les dents																					
n																67	67					94	94					60	60				
min																30	25					17,5	15					27,5	17,5				
max																38,5	32					31	20,2					36	23,2				
moy																33,8	27,2					26,9	17,6					31,6	19,3				
s																																	

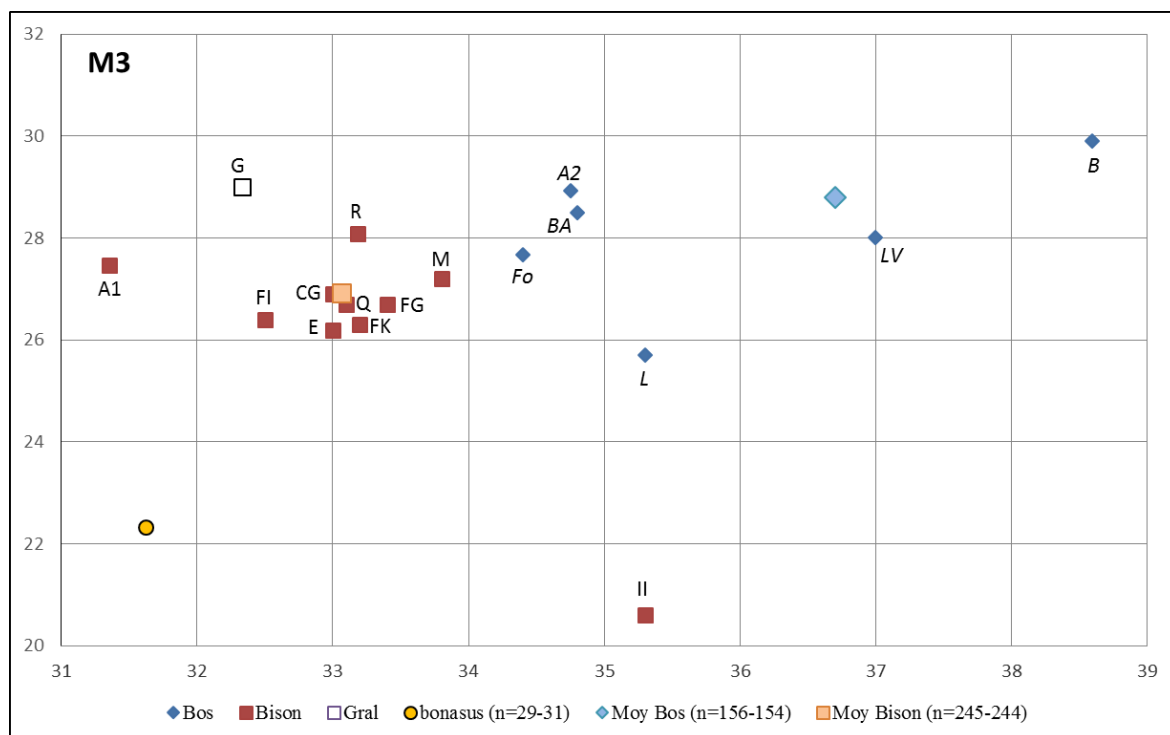


Bison, de G à D : Fieux K ouest(FK, n=23), Arquet (A1, n=64), Gral (G, n=11) , Roc de Marcamps (R, n=8-7), Mauran M, n=29), Fieux G7-I-J (FI, n=12), Fieux G5-G6 (FG, n=14), Combe Grenal (CG, n=12-11), Il'Skaia (II, n=23-25)
Bos, de Haut en Bas : Biache (B, n=47-44), Bau de l'Aubesier (BA, n=24), Arquet (A2, n=19), Livernon (L, n=23) et Lunel-Viel (LV, n=12) (même ligne horizontale), Fontechevade (Fo, n=3)

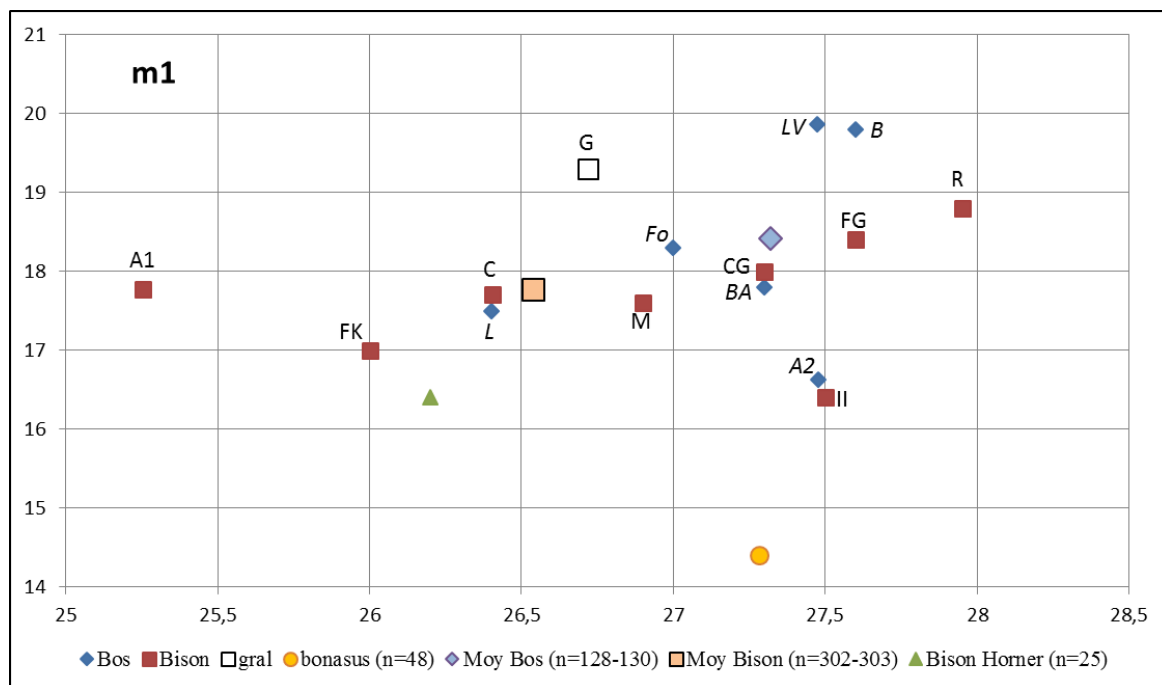


Bison, de G à D : Arquet (A1, n=48), Gral (G, n=16), Fieux K Ouest (FK, n=17-18), Roc de Marcamps (R, n=48), Combe Grenal (CG, n=12), Mauran (M, n=71), Fieux G5-G6 (FG, n=10), Fieux G-I-J (FI, n=6), Il'Skaia (II, n=21-18)
Bos, de G à D : Arquet (A2, n=21), Fontechevade (Fo, n=4), Livernon (L, n=25-27), Lunel-Viel (LV, n=6), Biache (B, n=75-68), Bau de l'Aubesier (BA, n=40-44)

Fig. 11 : Diagrammes bivariés des moyennes (DMD en abscisse x DVL en ordonnée, en mm) des molaires supérieures et inférieures de diverses séries de *Bison* et *Bos*, et Moyenne générale pour ces genres. (voir Tabl. 6)

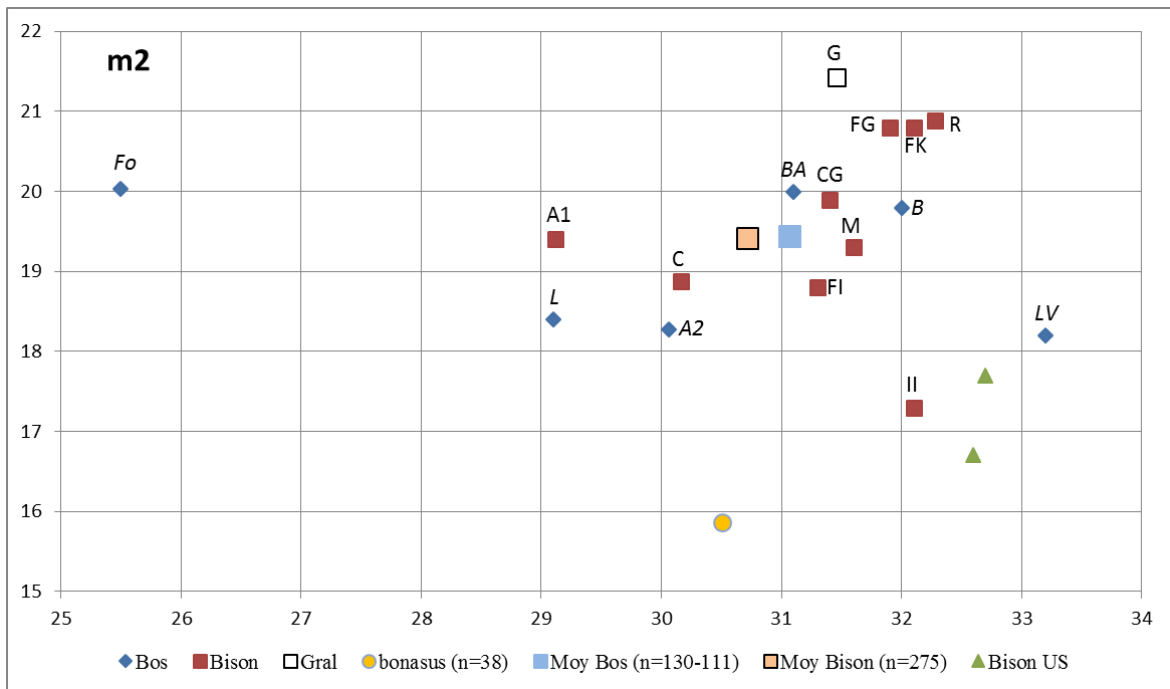


Bison, de G à D : Arquet (A1, n=30), Gral (G., n=17-18), Fieux G-I-J (FI, n=12), Combe Grenal (CG, n=22-21) et Enlene (E, n=8) (même ligne verticale), Quina (Q, n=65), Roc de Marcamps (R, n=5-4) et Fieux K Ouest (FK, n=25) (même ligne verticale), Fieux G5-G6 (FG, n=19), Mauran (M, n=67), Il'Skaia (II, n=5)
Bos, de G à D : Fontechevade (Fo, n=4-3), Arquet (A2, n=16), Bau de l'Aubesier (BA, n=75), Livernon (L, n=24-23), Lunel-Viel (LV, n=1), Biache (B, n=75)

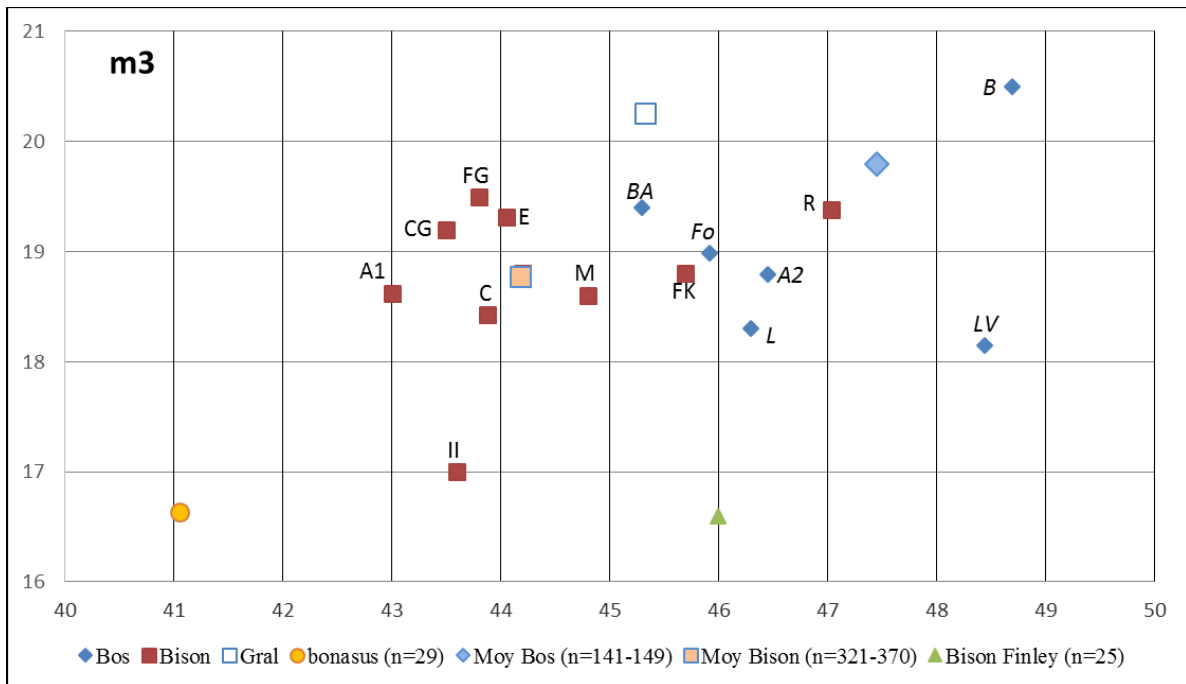


Bison, de G à D : Arquet (A1, n=65), Fieux K Ouest (FK, n=3), Coudoulous I (C, n=68-71), Gral (G, n=16), Mauran (M, n=94), Combe Grenal (CG, n=16-15), Il'Skaia (II, n=16), Fieux G5-G6 (FG, n=13), Roc de Marcamps (R, n=11-10)
Bos, de G à D : Livernon (L, n=20-21), Fontechevade (Fo, n=1), Bau de l'Aubesier (BA, n=27-29), Lunel-Viel (LV, n=4-5) et Arquet (A2, n=23) (même ligne verticale), Biache (B, n=53-51)

Fig. 11: Suite



Bison, de G à D : Arquet (A1, n=65), Coudoulous I (C, n=63), Fieux -G7-I-J (FI, n=13), Combe Grenal (CG, n=16), Gral (G, n=19-20), Mauran (M, n=60), Fieux G5-G6 (FG, n=12), Fieux K Ouest (FK, n=2) et Il'skaia (II, n=16-15) (même ligne verticale), Roc de Marcamps (R, n=9)
Bos, de G à D : Fontchevade (Fo, n=4-3), Livernon (L, n=16), Arquet (A2, n=14), Bau de l'Aubesier (BA, n=25-26), Biache (B, n=70-51), Lunel-Viel (LV, n=1)
Bison US, de haut en bas : Finley (n=25), Horner (n=25)



Bison, de G à D : Arquet (A2, n=58), Combe Grenal (CG, n=10-11), Il'skaia (II, n=7-9), Coudoulous I (C, n=54-67), Fieux G5-G6 (FG, n=17), Enlène (E, n=36), Mauran (M, n=65-95), Gral (G, n=14-13), Fieux K Ouest (FK, n=10-13), Roc de Marcamps (R, n=12-13)
Bos, de G à D : Bau de l'Aubesier (BA, n=23-22), Fontchevade (nFo, =6), Livernon (L, n=23), Arquet (A2, n=11-10), Lunel-Viel (LV, n=2), Biache (B, n=76-86)

Fig. 11: Suite

longueur relativement réduite alors que leurs molaires inférieures sont de longueur (DMD) plus importante, en comparaison avec toutes les autres séries. Ces molaires, supérieures et inférieures, partagent en outre une largeur (DVL) assez élevée, toujours en comparant avec les autres données. Globalement, les dents (molaires) du bison du Gral ont un aspect assez massif.

En ce qui concerne les hauteurs de couronnes des dents jugales définitives, la série d'histogrammes (Fig. 12) permet d'apprécier la structure globale des individus piégés. Le nombre minimal d'individus inféré est similaire entre les différents rangs dentaires. On peut remarquer la présence de presque tous les stades d'usure, bien que plusieurs dents présentent des manques dans certaines classes de hauteur, pouvant indiquer une saisonnalité, qu'il est toutefois impossible de caractériser précisément ici. Ces distributions globalisées, si elles indiquent l'existence de sujets de tous âges, montrent une relative plus grande présence de jeunes adultes (dents en début d'usure).

3.2. Le squelette postcrânien

Le matériel dentaire n'est pas le seul à apporter des indices de saisonnalité. En effet, et pour compléter ce facteur saisonnier, du matériel osseux appartenant à des sujets très jeunes, soit mort-nés ou peu éloignés de la naissance, est à signaler. Il s'agit de 33 ossements post-crâniens (fémur, métapodes, talus...) retrouvés dans différents ensembles: 16 restes en ES3, 6 en ES4 et autant en ES4+i, 2 en ES 5+6, et 3 hors stratigraphie (N/A). Ces observations rejoignent à la fois celles faites sur la présence de plus nombreuses femelles dans les séries et sur une saison centrée autour du printemps sur les dents lactéales (cf. *supra*). Il ne fait pas de doute que plusieurs accidents (piégeage), diachroniques, sont intervenus durant cette saison, au cours du temps (trans-niveau), ce que confirme l'existence d'ossements de très jeunes, sans pour autant écarter la possibilité d'autres événements, peut-être plus ponctuels (et concernant plus les mâles?) pendant d'autres saisons.

Toutes les parties squelettiques sont présentes au sein du matériel de l'Igue du Gral. Si le squelette axial n'a été que peu utilisé, à l'exception des deux premières vertèbres cervicales (atlas, axis), nous avons mesuré la plupart du matériel des ossements des membres: ces données sont présentées dans les tableaux en annexe III (Tabl. 7 à 11). Parmi les ossements appendiculaires, les métapodiens représentent un matériel de choix. D'une part, ils sont souvent retrouvés en grand nombre dans les gisements, en partie grâce à leur robustesse et/ou de leur faible intérêt alimentaire, et d'autre part, le dimorphisme sexuel est plus facile à mettre en évidence sur ces éléments; enfin, pour ces mêmes raisons, ils ont fait prioritairement l'objet de mesures et d'analyses par les auteurs travaillant sur les grands bovidés (donc plus de données comparatives).

Les diagrammes bivariés sur les métapodiens de sujets adultes permettent de déterminer aisément les sexes (voir Figs 1, 8), en particulier à partir des dimensions de la diaphyse (Fig. 13). Il est ainsi possible d'identifier la présence de 4 et 2 mâles respectivement sur les métacarpiens et métatarsiens. Les os de femelles sont les plus abondants, dans un rapport global de 14/4 pour les métacarpiens et 6/2 pour les métatarsiens, soit entre 77,8 % et 75 % de sujets féminins adultes. Ces valeurs sont plus importantes que celles signalées plus haut (voir Tabl. 2: env. 64 % de femelles, que sur adultes), mais, ces décomptes étaient calculés par ensembles et dans l'exemple présent nous n'avons considéré que les adultes de manière globale. Ceci illustre de nouveau la grande variation dans les manières d'estimer et calculer des fréquences suivant des bases diverses (par niveaux/ensembles, par âge, par type d'os, suivant la latéralité). Une autre projection (Fig. 14) concerne les métacarpiens des adultes et juvéniles de l'Igue du Gral avec en comparaison les moyennes des mâles et femelles d'une population fossile de *B. priscus* (Jaurens) et d'une population actuelle de bison européen (Empel & Roskosz, 1963). Ce graphique rend compte à la fois de la dispersion de nos sujets en fonction de l'âge et du sexe, par ensembles, mais surtout de montrer i) la proximité des données du Gral avec la série Pléistocène supérieur de Jaurens (avec une amplitude entre sexes similaire), cette dernière légèrement inférieure en taille, ii) de différencier en moyenne ces données avec celles du bison actuel (*nota*: les mesures diaphysaires sont ici minimales, mais de fait cela n'affecte que très peu notre analyse, car mesures à mi-diaphyse ou minimales ne présentent que peu de différences métriques), et iii) de montrer les valeurs des sujets les plus jeunes (os non épiphysés distalement). Les valeurs des mâles de *bonasus* sont comparables aux valeurs des femelles de *priscus*. Les données sur les jeunes exhibent deux nuages interprétés respectivement comme des jeunes dans leur première année de vie, les plus nombreux (les plus 'grêles'), et un sujet de deuxième année avec des dimensions plus fortes, proche des valeurs des femelles adultes.

Afin de préciser ce premier graphique, un diagramme de Simpson (log10-ratio) a été construit à partir des moyennes sur 8 mesures des métacarpiens mâles et femelles du Gral, de Jaurens et du bison européen actuel (Fig. 15). Il confirme les observations faites auparavant: les courbes sont comparables entre le Gral et Jaurens, respectivement pour les mâles et les femelles; la série de Jaurens est de plus petite taille que le Gral; de plus, ces courbes sont nettement différentes de celles de *B. bonasus*, à la fois plus petites, mais avec des proportions différentes (en particulier sur l'extrémité proximale et la diaphyse). On peut noter que la longueur de l'os n'est pas la variable la plus discriminante, entre les sexes, et même entre les sites considérés. Enfin, un autre point intéressant dans ce graphique concerne la différence morphométrique qui existe entre les sexes qui ne pré-

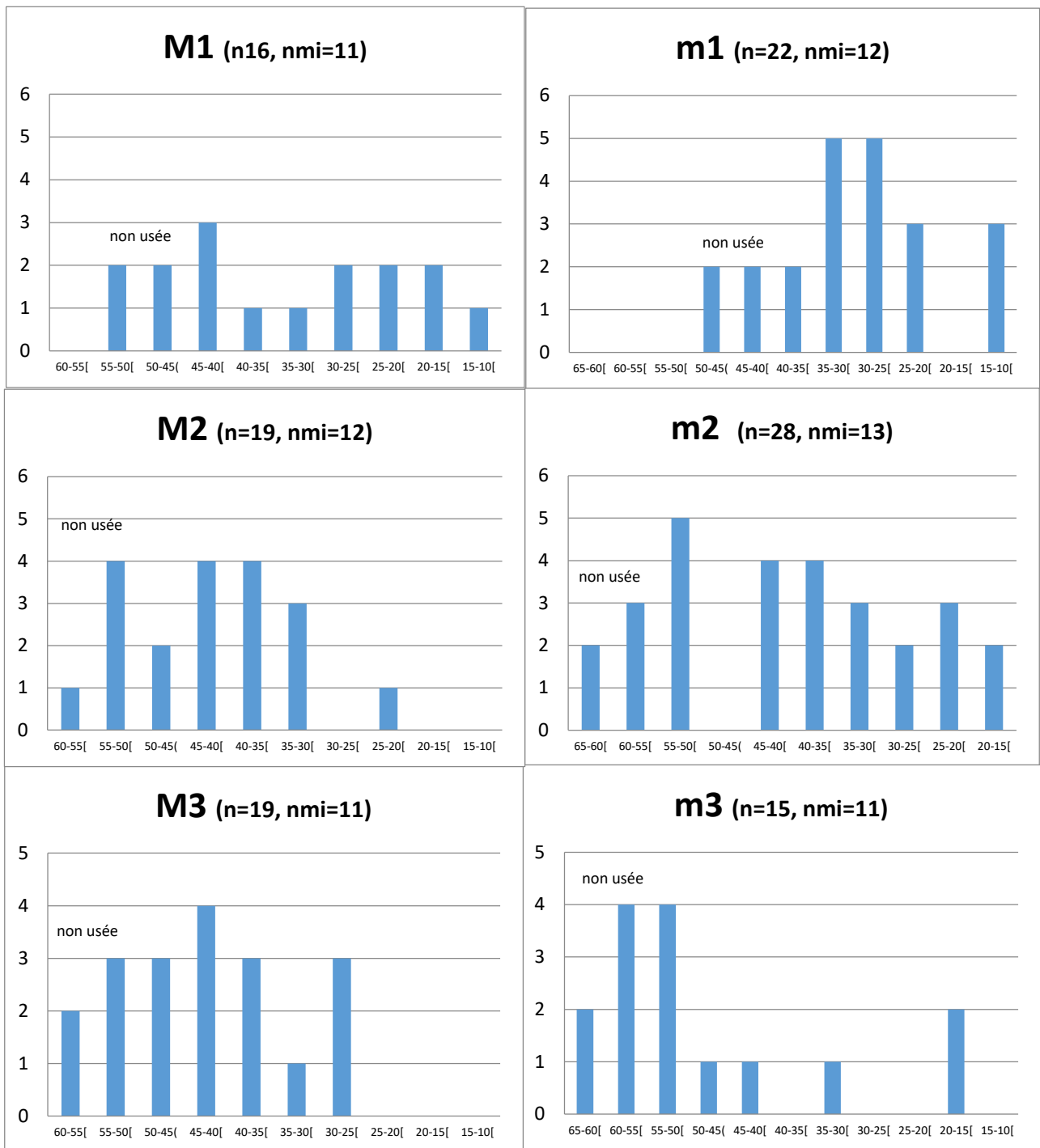


Fig. 12: Histogramme des hauteurs de couronne (en mm) des molaires supérieures et inférieures du Gral (tout ensemble confondu).

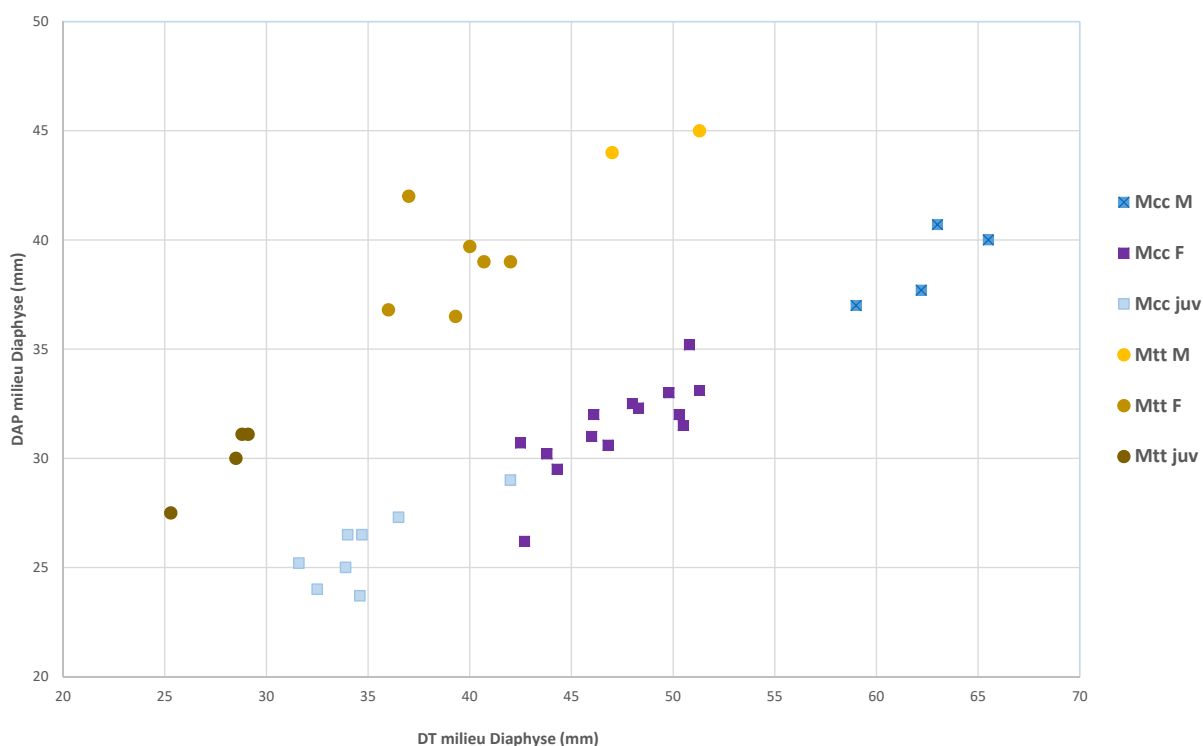


Fig. 13: Diagramme bivarié des métapodiens de l'Igüe du Gral (mesures diaphysaires, en mm). Mcc : métacarpiens ; Mtt : métatarsiens), M : male ; F : femelle ; juv : juvénile.

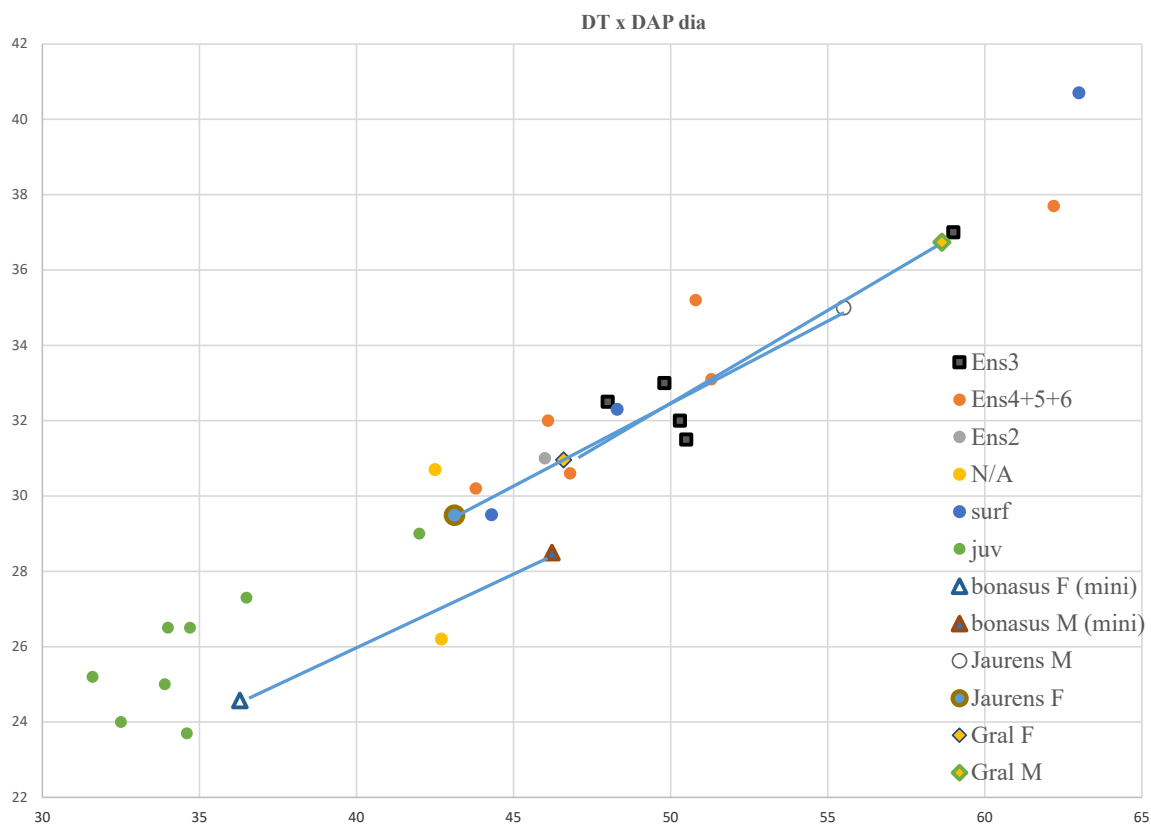


Fig. 14: Diagramme bivarié des métacarpiens adultes et juvéniles de l'Igüe du Gral (mesures diaphysaires, en mm), comparés aux moyennes des mâles et femelles de Jaurens et de *B. bonasus* actuel.

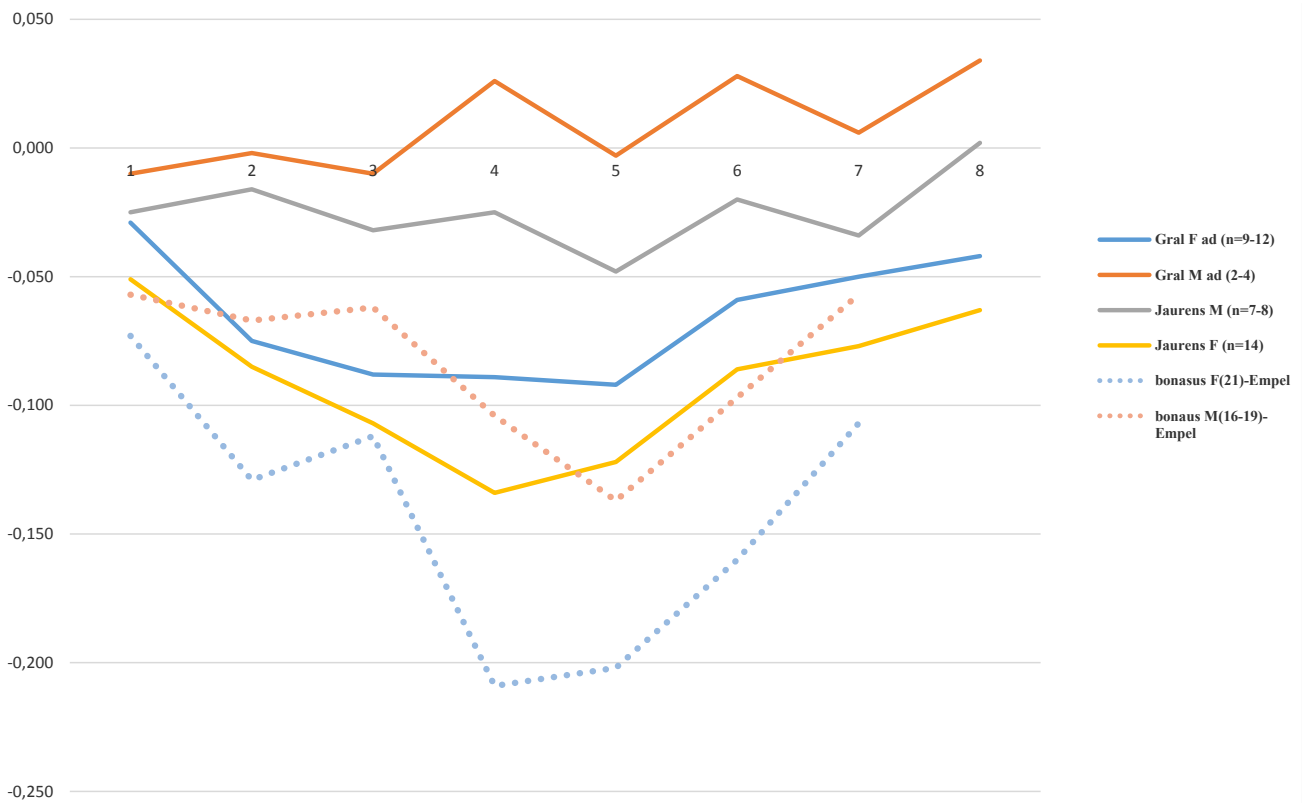


Fig. 15: Log-ratio des métacarpiens (moyennes) des mâles et femelles du Gral (exclut les jeunes adultes/ad), Jaurens et *B. bonasus* (référentiel: mâle de *Bos primigenius* de Lunel-Viel, Brugal, 1985). Mesures: 1 = longueur maximale, 2 = DT proximal, 3 = DAP proximal, 4 = DT milieu diaphyse, 5 = DAP milieu diaphyse, 6 = DT distal, 7 = DAP distal, 8 = DT sus-articulaire distal. Le nombre de spécimens (n) est indiqué entre parenthèses.

sentent pas du tout la même proportion (les courbes sont comparables au sein de chaque sexe) avec non seulement des valeurs plus fortes chez les mâles, mais aussi des diamètres transverses (proximal, diaphyse, distal) plus importants démontrant une plus grande robustesse de l'os et des extrémités.

Un double constat s'impose s'agissant i) du plus grand nombre de données sur les métacarpiens par rapport aux métatarsiens, et ii) des os de sujets femelles, plus nombreux que ceux des mâles. Il a été démontré par ailleurs (e.g., Telldahla *et al.*, 2012; Maniakas & Kostopoulos, 2017; Grange *et al.*, 2018 avec bibliographie) que les métacarpiens des femelles sont relativement moins variables que ceux des mâles; de plus, cet os est un meilleur indicateur biométrique que son homologue de la patte postérieure. L'analyse qui suit concernera donc en priorité ces éléments anatomiques genrés (i.e., femelle uniquement), avec l'utilisation de diagrammes de Simpson. La figure 16 expose chaque individu femelle par ensemble du Gral, et met en évidence la variabilité morphométrique, en particulier sur le DT diaphyse et le DAP distal, pouvant être mis en relation avec l'âge des sujets et la modification au cours de la vie des dimensions des ossements, en particulier sur la diaphyse et l'extrémité distale (ce sujet n'a, à ma connaissance, jamais été

réellement exploré dans les études morphométriques des ongulés); l'individu de l'ensemble 2 [rappel: sujet dont l'appartenance à *B. bonasus* est suspectée (Massilani *et al.*, 2016, voir *supra*)] se place parmi les plus petits métacarpiens, mais c'est le cas également de trois autres spécimens: un provenant de l'ensemble 4, un trouvé en surface et un dernier non attribué stratigraphiquement (NA). Par ailleurs, sa courbe est différente de celle de *bonasus* (voir Fig. 15). Nous avons globalisé l'ensemble des métacarpiens par sexe dans la suite des analyses (analyse sur les moyennes), pour atténuer la variabilité individuelle.

La comparaison avec l'Igüe du Gral concerne les séries fossiles de gisements français rapportées au SIM 3, et qui désignent des avens-pièges: La Berbie (Dordogne, Madelaine, 1997; Merceron & Madelaine, 2006) Siréjol (Lot) et Jaurens (Corrèze) (Philippe *et al.*, 1980; Guérin & Valli, 2000) [sites entre 30-35 ka]; l'Arquet (Gard, Brugal *in* Gamberi *et al.*, 2011) composé de deux ensembles stratigraphiques (profondeur entre 10 et 16,3 m, et > à 21 m) [entre 30 et 43 ka], auxquels nous avons rajouté les données du bison du site anglais de Willment's Pit (Middlesex, Coope & Angus, 1975), daté d'un interstade tempéré autour de 43 ka, attribué à *B. priscus*. Dans le cas de Siréjol, une détermination à *B. schoetensacki* a

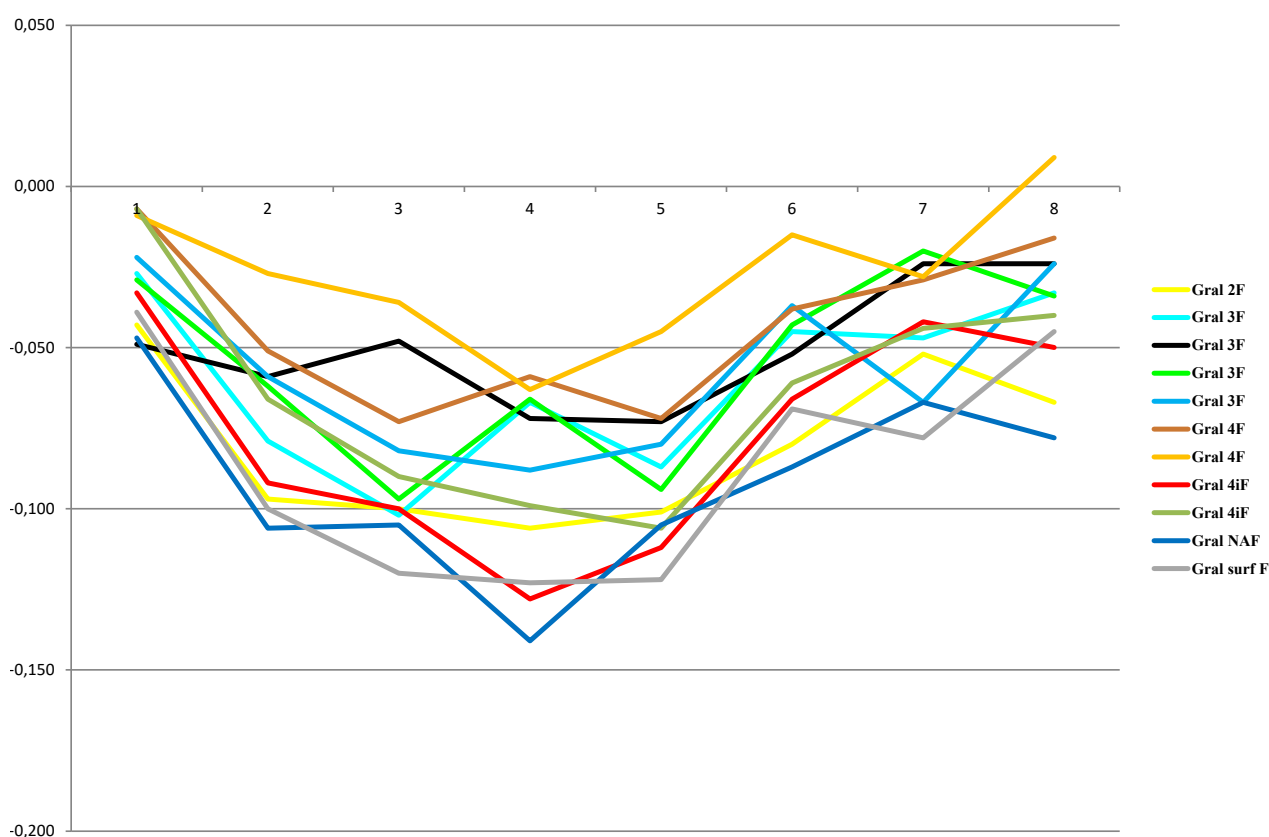


Fig. 16: Log-ratio des métacarpiens femelles (F) du Gral par individus des ensembles 2, 3 et 4 (référentiel: mâle de *Bos primigenius* de Lunel-Viel, Brugal, 1985). Mesures: 1 = longueur maximale, 2 = DT proximal, 3 = DAP proximal, 4 = DT milieu diaphyse, 5 = DAP milieu diaphyse, 6 = DT distal, 7 = DAP distal, 8 = DT sus-articulaire distal.

été proposée (Guérin & Valli, 2000) sans réel fondement morphologique, et en méconnaissance de l'existence du grand dimorphisme sexuel présent chez les bovinés. Par ailleurs, une analyse paléogénétique (ADN mitochondrial) d'un seul os de ce même site (Palacio *et al.*, 2017) révèle un bison distinct, proche de *bonasus* mais rapproché de *schoetensacki*; on peut juste souligner qu'aucun réel reste fossile de *schoetensacki* n'a jusqu'à présent fait l'objet de séquençage. C'est pour cette raison que nous avons rajouté dans nos analyses les matériels Pléistocène ancien de Durfort (Gard, Brugal, 1994-1995) et du Vallonnet (Alpes-Maritimes, Moulé *et al.*, 2006) qui sont sans conteste de vrais *B. schoetensacki*, et aussi le *B. menneri* du site allemand d'Untermassfeld (Sher, 1997) de la même période. De la même manière, nous avons placé deux séries modernes de *B. bonasus*, l'une provenant des données d'Empel & Roskosz (1963) et l'autre d'après les données de Reshetov & Sukhanov, 1979 (*in* Vasiliev, 2008). Dans un but également comparatif, nous avons figuré des formes d'Amérique du Nord: le bison des prairies (*B. bison bison*) et le bison des forêts (*B. b. athabascae*) (Brugal, n.d.). Enfin, du matériel Pléistocène supérieur de Yakutie, attribué à *B. priscus crassicornis* (forme d'Asie - *Eastern Asia* - et du Canada) et d'Ukraine, attribué à *B. priscus mediator* (Vassiliev,

2008; forme érigée par Hilzheimer en 1918 sous le nom de *B. bonasus mediator*) a été également figuré. Selon Flerow (1971, 1976, 1979) et ses travaux sur la systématique et l'évolution du genre *Bison*, la première forme (*crassicornis*) serait plus ancienne que la deuxième plus typique du Pléistocène supérieur (*mediator*) et présente en Europe Orientale (*Western Asia*) et en Europe.

La Figure 17 récapitule l'ensemble de ces données et plusieurs observations peuvent être avancées (pour des facilités de lecture, ces diagrammes ont été scindés en trois, respectant la même échelle en ordonnées):

- Les différentes espèces anciennes (*schoetensacki* et *menneri*) et actuelles (*bonasus* et *bison*) sont clairement distinctes entre elles (Fig. 17b, c), et sont également différentes des séries fossiles plus récentes de France et d'Angleterre (Fig. 17a).
- Par ailleurs (Fig. 17b), *B. menneri* reste assez proche de *B. schoetensacki*; ces espèces sont caractérisées par de fortes valeurs de la longueur des métacarpiens (comparés à tous les bisons), des extrémités importantes et une grosse diaphyse, excepté pour *menneri* qui montre un diamètre transversal de la diaphyse sensiblement plus petit. Nous avons affaire à des formes relativement élancées, en particulier *menneri* (Sher, 1997: 139), probablement avec une hauteur au garrot importante.

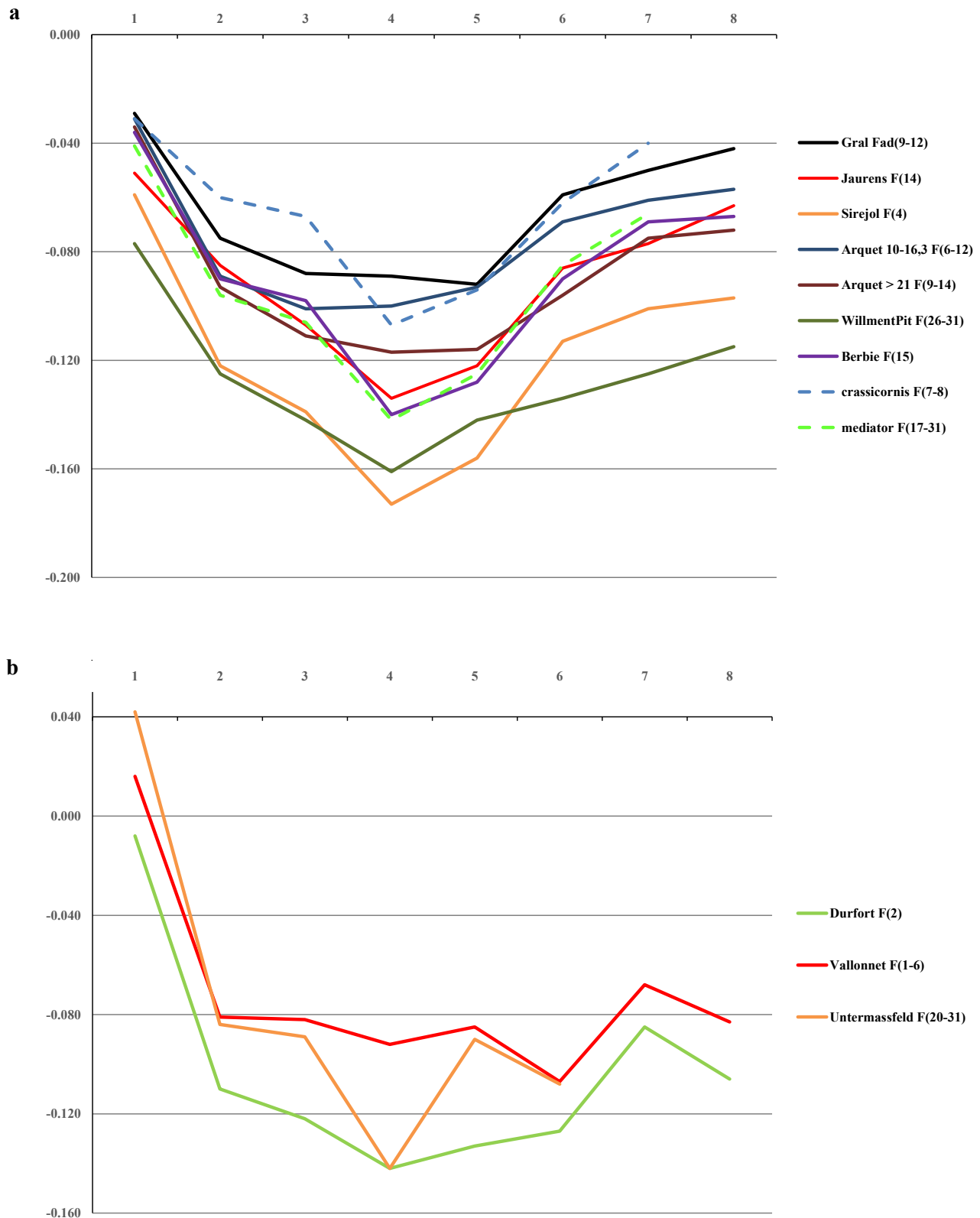


Fig. 17: Log-ratio des métacarpiens femelles de quelques séries de bison fossiles et modernes: a) séries fossiles de type *priscus*, b) *B. schoetensacki* (Durfort, Vallonnet) et *B. menneri* (Untermassfeld) c) bisons modernes européens et nord-américains (voir texte) (réfèrentiel: mâle de *Bos primigenius* de Lunel-Viel, Brugal, 1985). Mesures: 1 = longueur maximale, 2 = DT proximal, 3 = DAP proximal, 4 = DT milieu diaphyse, 5 = DAP milieu diaphyse, 6 = DT distal, 7 = DAP distal, 8 = DT sus-articulaire distal. Le nombre de spécimen (n) est indiqué entre parenthèses.

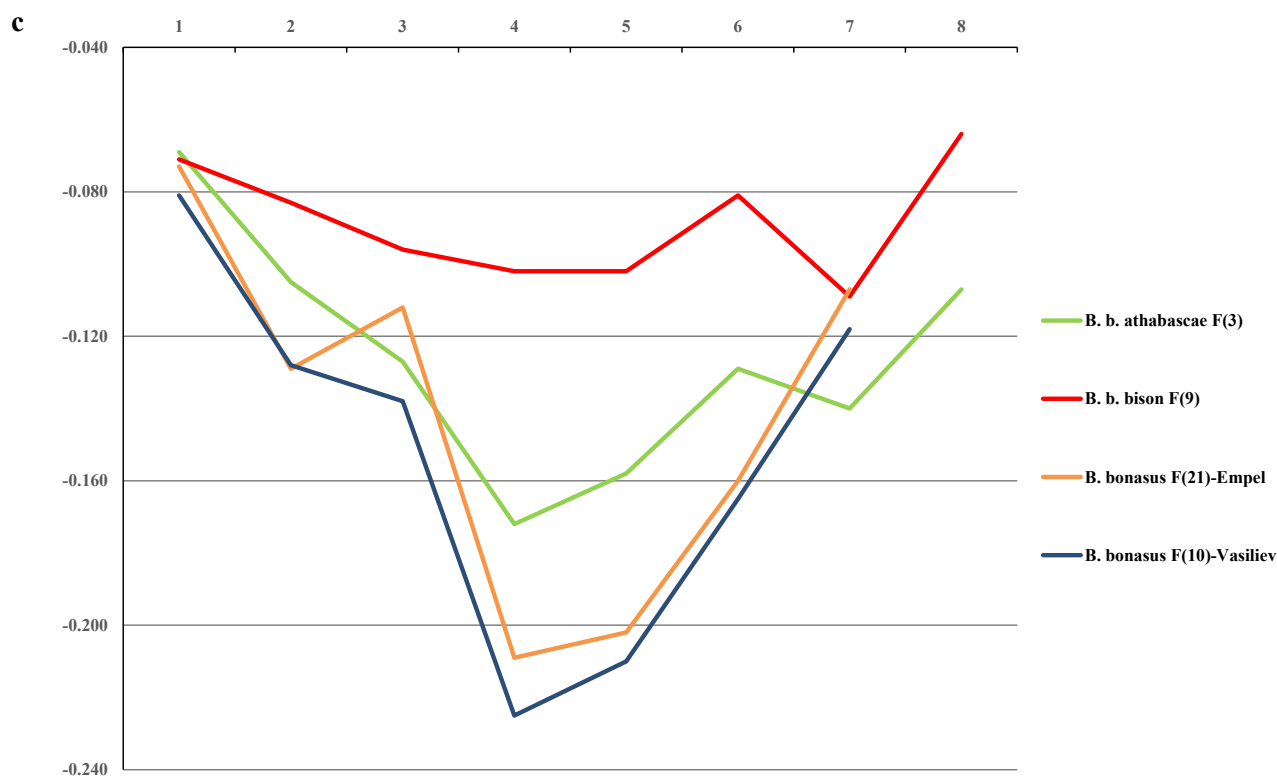


Fig. 17: Suite

- Les jeux de données entre les deux séries de *bonasus* sont analogues avec une diaphyse assez grêle (formant un 'pic négatif' sur les courbes). Les longueurs sont proches entre bisons modernes, européens et nord-américains (Fig. 17c), mais leurs proportions diffèrent nettement. Les courbes entre les deux formes de bisons américains sont similaires entre elles, le bison des prairies étant de plus forte taille que celui des forêts. Ces deux formes sont considérées comme des sous-espèces allopatriques habitant des milieux et des climats distincts ; malgré une taille comparable (même longueur d'os), ils ont une différence de corpulence ayant certainement une valeur écologique. La diaphyse d'*athabascae* reste plus gracile que celle du bison des plaines. Il est utile ici de noter qu'il existe également une différenciation écologique chez les bisons européens, avec une forme de montagne (Caucase) *B. bonasus caucasicus*, et une forme de plaine ('lowland', à Białowieża, Pologne) *B. b. bonasus* ; cette dernière sous-espèce est de plus grande taille corporelle (Krasinska & Krasinski, 2013). Les milieux d'altitude et de montagne (climat plus frais/froid et plus humide) favoriseraient alors le développement de formes de plus petite taille corporelle chez les bisons.
- Les mesures réalisées sur les métacarpiens fossiles de nos séries sont toutes globalement comparables entre elles, ainsi qu'avec les formes plus orientales (*crassicornis* et *mediator*). Il est possible de distinguer trois

'groupes' selon la taille des ossements, i) les métacarpiens du Gral et de l'Arquet sont parmi les plus grands ; ils se rapprocheraient de *crassicornis* bien que celui-ci ait une extrémité proximale plus élargie et une diaphyse étroite. De fait, la courbe de *crassicornis* est similaire, mais montrant des sujets de plus grande taille, de celle de *mediator* ; ii) un groupe formé par les éléments de Jaurens et de la Berbie, clairement associés à la forme *mediator*, déjà marqué par une gracilité diaphysaire ; iii) le groupe de Willment's Pit et de Siréjol qui représente les sujets les plus petits avec une morphologie très gracile, en particulier diaphysaire. On remarque en effet un accroissement du pic négatif entre ces groupes, rappelant en cela *bonasus* bien que leurs extrémités soient nettement plus robustes sur les fossiles.

Une première conclusion s'impose : les séries fossiles, dont celles du Gral, sont morphométriquement différentes des bisons anciens du Pléistocène inférieur, mais aussi des bisons actuels. Ils peuvent être regroupés globalement dans l'espèce fossile *priscus*, proche en particulier de formes des régions orientales. On constate par ailleurs, une variabilité entre ces séries, les unes étant de grande taille et assez massives (Gral, Arquet) et d'autres plus graciles et plus petites (Willment's Pit, Siréjol) avec une stature proche de *bonasus* (i.e., longueur très proche). C'est certainement pour cette raison que certains auteurs les ont confondues. Les séries de Jaurens et de la Berbie se placent entre ces deux 'extrêmes' et sont tout à fait



Fig. 18 : Pathologies observées sur les os de bison. A gauche : métacarpien avec fracture et cal (N49d6-93) ; à droite : tibia fracturé et ressoudé (P48d13-238) (photos et DAO J.-C. Castel, échelles, à gauche 4 cm, à droite 10 cm).

similaires à *B. priscus mediator*. Il n'existe pas de relation d'ordre chronologique entre les séries étudiées, dans ces distributions morphométriques. Il reste difficile de caractériser les autres séries, et si les plus petites pourraient être rapprochées d'une forme de taille réduite, de type *B. p. minor* comme cela avait été suggéré (Brugal, 1999), la taxinomie de ce groupe, comme sa dynamique évolutive, demeure encore imprécise. Il apparaît cependant une influence probable des milieux et des paléoclimats sur la taille et la morphologie de ces populations de *Bison* du Pléistocène supérieur, induisant une variation phénotypique, voire génotypique.

Une analyse portant sur plus d'éléments postcrâniens et plus de séries fossiles est encore nécessaire afin de pouvoir rendre compte des variations et de leurs implications à la fois chronologique, mais aussi biogéographique et paléoécologique, des bisons quaternaires. Le matériel de l'Igüe du Gral constitue un point de départ intéressant, révélant à la fois d'une grande variabilité des individus à travers la séquence du site, mais aussi des populations à l'échelle du Sud de la France, voire au-delà. Les séries examinées se rapprochent le plus du point de vue morphométrique du bison des steppes *B. priscus* avec l'existence de diverses formes écotypiques.

Pour terminer sur le matériel du Gral, nous voudrions juste signaler l'existence de quelques cas pathologiques :

un métacarpien d'un mâle (N49#93, ENS2) montre une fracture et un cal (Fig. 18a), de même qu'un tibia gauche (P43#238, ENS3), ce qui a provoqué un raccourcissement de l'os chez ce dernier (Fig. 18b). Enfin, une première phalange (P47#1579, ENS4+i) montre une excroissance osseuse autour de l'extrémité distale (inflammation de type arthrite), et son extrémité proximale manque avec des traces de dents de carnivores.

4. CONCLUSIONS

La série de grands bovidés provenant de l'Igüe du Gral est relativement importante et, comme la plupart du matériel découvert dans ces pièges naturels, est constituée de nombreux éléments squelettiques et dentaires globalement bien conservés représentant plusieurs individus des deux sexes. Les ossements entiers ne sont pas rares, bien qu'on puisse noter une fragmentation post-dépositionnelle non négligeable et une intervention modérée et marginale de prédateurs-charognards.

L'étude morphométrique du matériel de grands bovidés du Gral – spécialement le matériel dentaire et les métacarpiens – permet de rapporter le matériel de l'ensemble de la séquence au genre *Bison*, proche de la forme *priscus*. Il désignerait des sujets possédant une dentition

assez massive et de relative grande taille corporelle. Il se regroupe bien avec d'autres séries du Pléistocène supérieur, en particulier d'un autre gisement en aven, l'Arquet dans le Gard, également daté de la fin du Pléistocène supérieur. Il n'a pas été possible de distinguer la forme *bonasus* qui serait présente au sommet de la séquence d'après l'analyse paléogénétique (cf. *supra*). Toutefois, comme nous l'avions souligné (Brugal, 2016: 71) « *l'équation bison pléistocène (supérieur) égale B. priscus n'est peut-être plus si évidente* », et on peut se demander si des formes fossiles génétiquement proches de *bonasus* ne présenteraient pas une morphologie et une taille comparable à *priscus*? Cela pose également la question de la relation taxinomique entre ces deux 'espèces'.

La présence de jeunes et la composition globale de ces troupeaux mixtes, avec une majorité de sujets femelles, plaident en faveur de piégeage à caractère saisonnier : le regroupement entre sexes se faisant soit en période de rut (octobre-novembre), soit à la faveur de déplacements d'ordre migratoire au cours du printemps. Nous aurions tendance à favoriser cette dernière période intersaisonnière dans la capture accidentelle des grands bovidés du Gral, en raison notamment de la présence de quelques éléments désignant des très jeunes individus (fœtus / mort-nés) dans plusieurs niveaux.

Les grands bovidés du Gral fournissent ainsi un nouveau référentiel important dans une étude large, diachronique du bison des steppes en Europe de l'Ouest. L'étude comparative morphométrique a concerné essentiellement les molaires et les métapodiens (métacarpes) et il serait nécessaire de compléter ces analyses avec d'autres éléments dentaires (prémolaires) et squelettiques dans une perspective large, avec d'autres séries et données des populations de bisons pléistocènes, associée à des développements méthodologiques (ex. morphologie géométrique). Des processus évolutifs complexes en relation avec des pressions et conditions environnementales et climatiques variées, l'existence à la fois d'un fort dimorphisme métrique et morphologique et aussi de migrations de nouvelles formes venant de la partie orientale de l'Europe et au-delà, constituent un cadre d'étude particulier qu'il est essentiel d'intégrer à l'avenir pour arriver à une meilleure compréhension des lignées évolutives de bison en Eurasie.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier J.-C. Castel et M. Boudadi-Maligne pour leurs relectures attentives et leurs recommandations pour cette contribution. Grand merci également à l'équipe éditoriale, et spécialement à C. Charvet, pour leur patience et professionnalisme.

BIBLIOGRAPHIE

- Ait Fora A. 1986. *Recherches sur les faunes du Würm récent en Périgord. Le gisement du Flageolet I*. Thèse de 3^e cycle, Université de Bordeaux I, 273 pp.
- Armand D. 2005. Le bison du site moustérien de La Quina (Charente). In: Crégut-Bonnoure E. (dir.), *Les Ongulés holarctiques du Pliocène et du Pléistocène*. Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire: 67-74.
- Auguste P. 1995. *Cadres biostratigraphiques et paléoécologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apports de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais)*. Thèse de Doctorat, Paris, Muséum national d'Histoire naturelle, 724 pp.
- Boule M. 1910. *Les grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). Géologie et Paléontologie*. Imprimerie de Monaco, 1(3) : 157-357.
- Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de Bignon-Lau O., Lacrampe-Cuyaubère F., Laroulandie V., Luret M. & Muth X. 2024. Les remplissages paléontologiques de l'aven: description, définition des ensembles et cadre chronologique. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), *L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot): histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur*. *Revue de Paléobiologie*, 43(2) : 61-85.
- Brugal J.-P. 1985. Le *Bos primigenius* Boj., 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bulletin du Musée Anthropologie Préhistorique de Monaco*, 28 : 7-62.
- Brugal J.-P. 1994-1995. Le Bison (Bovinae, Artiodactyla) du gisement Pléistocène moyen ancien de Durfort (Gard, France). *Bulletin du Musée national d'Histoire Naturelle*, Paris, 4^e sér. 16, C, (2-4) : 349-381.
- Brugal J.-P. 1999. Etude des populations de grands Bovidés européens: intérêt pour la connaissance des comportements humains au Paléolithique. In: Brugal J.P., David F., Enloe J. & Jaubert J. (dir.), *Le Bison, gibier et moyen de subsistance des hommes du paléolithique aux paléoindiens des grandes plaines*. Antibes, éd. APDCA: 85-103.
- Brugal J.-P. 2016. Paléohistoire d'un crâne de bison aurignacien à Regismont-le-Haut. *Paléo*, 27 : 65-82.
- Brugal J.-P. & Maksud F. 2001. Sauliac-sur-Célé: l'Igüe du Gral. Service Régional de l'Archéologie. *Bilan Scientifique de la région Midi-Pyrénées 2000* : 120-121.
- Brugal J.-P., avec coll. Beauval C., Castel J.-C., Costamagno S., Coumont M.-P., Fournier J., Gerbe M., Griggo C., Juillard F. & Kuntz D. 2013. Les peuplements mammaliens au Pléistocène moyen et supérieur en Quercy. In: Jarry M., Brugal J.-P. & Ferrier C. (éds). *Modalité d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France: l'exemple du Quercy*. Actes de la session C67, XV^e Congrès mondial de l'UISPP, Lisbonne, sept. 2006. *Paléo*, suppl. 4 : 145-158.
- Byrne N. 1979. Le gisement de La Roche-Cotard à Langeais : Bovidae. In : Marquet J.-Cl. (Ed.), *La Roche Cotard à Langeais*, Université François Rabelais, Tours : 64-79.
- Camus H. 2011. Nouvelles données morphosédimentaires concernant les séquences de dépôt des remplissages paléontologiques de l'Igüe du Gral. In: Castel J.-C. et al. : *Igüe du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot, France, Rapport de fouille programmée 2011, 3^e année d'opération pluriannuelle*. Document à l'intention du Ministère de la Culture, pp. 44-72.

- Camus H. 2024. Caractérisation morphokarstique de l'Igüe du Gral. In: Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.), L'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur. *Revue de Paléobiologie*, 43(2): 107-149.
- Castel J.-C., Coumont M.P., Brugal J.-P., Laroulandie V., Camus H., Chauviere F.-X., Cochard D., Guadelli J.-L., Kuntz D., Martin H. & Mourre V. 2008. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy : l'apport de l'Igüe du Gral (Sauliac, Lot). In: Jaubert J., Bordes J.-G. & I. Ortega (ss. la dir.). *Les sociétés du Paléolithique dans un Grand Sud-Ouest : nouveaux gisements, nouveaux résultats, nouvelles méthodes. Mémoire de la Société Préhistorique Française*, XLVII: 335-353. (Bordeaux, Séance SPF, 24-25 novembre 2006).
- Chauvet S. 2010. *Les dents de Bovidés de l'aven de l'Arquet (Barjac, Gard) : études paléontologiques, taphonomiques et paléobiologiques*. Master 2, Université de Provence, Archéologie et Histoire de l'Art, option Préhistoire.
- Coope G.R. & Angus R.B. 1975. An Ecological Study of a Temperate Interlude in the Middle of the Last Glaciation, Based on Fossil Coleoptera from Isleworth, Middlesex. *Journal of Animal Ecology*, 44(2): 365-391.
- Cooper A., Turney C., Hughen K.A., Brook B.W., McDonald H.G. & Bradshaw C.J.A. 2015. Abrupt warming events drove Late Pleistocene Holarctic megafaunal turnover. *Science*, 349 (6248): 602-606.
- Coumont M.-P., Brugal J.-P., Castel J.-C., Costamagno S., Jaubert J. & Mourre V. 2013. Les avens-pièges à faible indice de fréquentations humaines : caractérisation paléocologique, taphonomique et anthropologique. In: Jarry M., Brugal J.-P., Ferrier C. (éds). *Modalité d'occupation et exploitation des milieux au Paléolithique dans le Sud-Ouest de la France: l'exemple du Quercy (op.cit.)*, 181-196.
- David F. & Farizy C. 1994. Les vestiges osseux : étude archéozoologique. In: Farizy C., David F. & Jaubert J. (ss. la dir.), *Hommes et Bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne)*, XXX^e suppl. *Gallia Préhistoire*, CNRS éd., pp. 177-234.
- Delpech F. 1983. *Les Faunes du Paléolithique supérieur dans le Sud-Ouest de la France*, Paris, Centre national de la Recherche scientifique, 1 vol., 453 pp. (Cahiers du Quaternaire ; 6).
- Deperet R. 1884. Ruminants pliocènes et quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3^e sér., XII : 247-284.
- Empel W. & Roskocz T. 1963. Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, *Bison bonasus* Linnaeus 1758. *Acta Theriologica*, 7(13): 259-300.
- Fernandez P. 2006. *Etude paléontologique des ongulés du gisement moustérien du Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France) : morphométrie et contexte biochronologique*. Lyon, UFR des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I, Documents du laboratoire de Géologie de Lyon, 1 vol., 209 pp.
- Flerow C.C. 1971. On the history of bison. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, 60: 59-63.
- Flerow C.C. 1976. Die fossilen Bisonreste von Taubach und ihre Stellung in der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Bison* in Europa. *Quartär Paläontologie*, 2: 179-208.
- Flerow C.C. 1979. Systematics and Evolution. In: Sokolov V. E. (éd.), *European Bison-Morphology, systematics, evolution, ecology*. Moscou, Nauka: 9-127 (en russe).
- Gamberi Almendra de Carvalho L., Argant A., Argant J., Barth P., Boudadi-Maligne M., Boulbes N., Brugal J.-P., Caramelli D., Condemni S., Crégut E., Debarb E., Errera M.G.L., Farre B., Faure M., Fernandez P., Geigl E.-M., Guérin C., Harter S., Jeannet M., Lateur N., Mallye J.-B., Martin S., Monney J., Roman C., Rousselières F., Sabaut M. & Valli A. 2011. L'aven de l'Arquet - Barjac (30) : étude d'un aven piège. *Ardèche Archéologie*, 28: 3-10.
- Gerbe M. 2010. *Economie alimentaire et environnement en Quercy. Etude des assemblages fauniques de la séquence des Fieux (Lot)*. Thèse de Doctorat de l'Université Aix-Marseille I, Université de Provence, Aix-en-Provence, 630 pp.
- Grange T., Brugal J.-P., Flori L., Gautier M., Uzunidis A. & Geigl E.-M. 2018. The evolution and population diversity of bison in Pleistocene and Holocene Eurasia : sex matters. *Diversity*, 10(3): 65; doi:10.3390/d10030065.
- Guadelli J.-L., 1987. *Contribution à l'étude des zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien)*. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux, 558 pp.
- Guérin C. & Valli A.M.F. 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Cahiers scientifiques*, 1: 7-39.
- Heptner V.G., Nasimovich A.A., Bannikov A.G. 1989. *Mammals of the Soviet Union, v.1 Ungulates*. Leiden Brill, 1147 pp.
- Hilzheimer M. 1918. Dritter beitrage zur Kenntnis der Bisonten. *Archiv für Naturgeschichte Jahrbuch*, 84(6): 41-87.
- Hoffecker J.J., Baryshnikov G. & Potapova O. 1991. Vertebrate Remains from the Mousterian Site of Il'skaya I (Northern Caucasus, U.S.S.R.): New Analysis and Interpretation. *Journal of Archaeological Science*, 18: 113-147.
- Krasinska M., Krasinski Z.A. 2013. *European Bison. The Nature Monograph*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2nd Ed., 380 pp.
- Madelaine S. 1997. Castels. La Berbie. Bilan scientifique, Service Régional de l'Archéologie Aquitaine : 19-20.
- Maniakas I., Kostopoulos D.S. 2017. Morphometric-palaeoecological discrimination between Bison populations of the western Palaearctic. *Géobios*, 50: 155-171.
- Massilani D., Guimaraes S., Brugal J.-P., Bennett E.A., Tokarska M., Arbogast R.-M., Baryshnikov G., Boeskorov G., Castel J.-C., Davydov S., Madelaine S., Putelat O., Spasskaya N., Uerpman H.P., Grange T. & Geigl E.M. 2016. Past climate changes, population dynamics and the origin of Bison in Europe. *BMC Biology*, 14: 93. doi: 10.1186/s12915-016-0317-7.
- Merceron G. & Madelaine S. 2006. Molar microwear pattern and palaeoecology of ungulates from La Berbie (Dordogne, France) : environment of Neanderthals and modern human populations of the Middle/Upper Palaeolithic. *Boreas*, 35: 272-278.
- Moullé P.E., Lacombe F. & Echassoux A. 2006. Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. *L'Anthropologie*, 110: 837-849.
- Palacio P., Berthonaud V., Guérin C., Lambourdière J., Maksud F., Philippe M., Plaire D., Stafford T., Marsolier-Kergoat M.-C. & Elalouf J.M. 2017. Genome data on the extinct *Bison schoetensacki* establish it as a sister species of the

- extant European bison (*Bison bonasus*). *BMC Evolutionary Biology*, 17: 48, DOI 10.1186/s12862-017-0894-2.
- Philippe M., Mourer-Chauviré C. & Evin J. 1980. Les gisements paléontologiques quaternaires des causes de Martel et de Gramat (Corrèze et Lot): faunes et chronologie. *Archives du Musée d'Histoire Naturelle de Lyon*, 18, suppl.: 57-67.
- Poplin F. 1977. Problèmes d'ostéologie quantitative relatifs à l'étude de l'écologie des hommes fossiles. In: *Paléoécologie de l'Homme fossile*. CNRS, Paris, pp. 63-68.
- Prat F. 1968. *Recherche sur les Equidés pléistocènes en France*, Bordeaux, Bordeaux I, 696 pp., 4 vol.
- Reher C.A. & Frison G.C. 1980. The Vore site, 48CK302, a stratified buffalo jump in the Wyoming Black Hills, Lincoln. *Plains anthropologist*, 25(88): 151 pp.
- Reshetov V.Y. & Sukhanov V.B. 1979. Postcranial skeleton. In: Sokolov V.E. (éd.). *European Bison: morphology, Systematics, Evolution, Ecology*. Moscow: Nauka: 142-195 (en russe).
- Sher A.V. 1997. An Early Quaternary Bison population from Untermassfeld *Bison menneri* sp. nov.. In: Kahlke R.D. *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. Römisch-Germanisches Zentralmuseum. Bonn: Dr. Rudolf Habelt GMBH, teil 1: 101-180.
- Slott-Moller R. 1990. La faune. In: Jaubert J., Lorblanchet M., Laville H., Slott-Moller R., Turq A. & Brugal J.P. (Dir.), *Les chasseurs d'Aurochs de la Borde, un site du Paléolithique moyen (Livernon, Lot)*. Paris, Documents d'Archéologie Française, pp. 33-68.
- Sokolov V. 1962. Budowa i sezonowa zmienność skóry zubra (*Bison bonasus*). *ABC, Zoot*, 5: 295-303 (en russe).
- Soubrier J., Gower G., Chen K., Richards S.M., Llamas B., Mitchell K.J., Ho S.Y.W., Kosintsev P., Lee M.S.Y., Baryshnikov G., Bollongino R., Bover P., Burger J., Chivall D., Cregut-Bonnoure E., Decker J.E., Doronichev W., Douka K., Fordham D.A., Fontana F., Fritz C., Glimmerveen J., Golovanova L.V., Groves C., Guerreschi A., Haak W., Higham T., Hofman-Kaminska E., Immel A., Julien M.A., Krause J., Krotova O., Langbein F., Larson G., Rohrlach A., Scheu A., Schnabel R.D., Taylor J.F., Tokarska M., Tosello G., van der Plicht J., van Loenen A., Vigne J.-D., Wooley O., Orlando L., Kowalczyk R., Shapiro B. & Cooper A. 2016. Early cave art and ancient DNA record the origin of European bison. *Nature communications*, doi: 10.1038/ncomms13158.
- Stampfli H.R. 1963. Die Tierreste. In: Boessneck J., Jéquier J.P. & Stampfli H.R., Seeberg Burgäschisee-Süd, Teil 3. *Acta Bernensia*, 2: 117-156.
- Telldahl Y., Svensson E.M., Götherström A. & Storåa J. 2012. Osteometric and molecular sexing of cattle metapodia. *Journal of Archaeological Science*, 39: 121-127.
- Todd L.C. 1987. Taphonomy of the Horner II bone bed. In: Frison G.C. & Todd L.C. (eds). *The Horner site. The type site of the Cody cultural complex*. Academic Press, pp. 107-198.
- Todd L.C. 1991. Seasonality studies and Paleoindian subsistence strategies. In: Stiner M.C. (Ed.). *Human Predators and Prey mortality*. Boulder, San Francisco, Oxford: Westview Press, pp. 217-238.
- Vasiliev S.K. 2008. Late Pleistocene bison (*Bison p. priscus* Bojanus, 1827) from the southeastern part of Western Siberia. *Archaeology Ethnology & Anthropology of Eurasia*, 34(2): 34-56.
- Węgrzyn M. & Serwatka S. 1984. Teeth Eruption in the European Bison. *Acta Theriologica*, 29(9): 111-121 (Bisoniana LXXXII).

Annexes

I - liste sites, chronologie, taxons mentionnés, auteurs

Bos primigenius : Lunel-Viel - Brugal n.d. / MIS 9-7 ; Bau de l'Aubesier – Fernandez, 2006 / MIS 7-5 ; Coudoulous I-c.4 - Brugal n.d. / MIS6 ; Biache-Saint-Vaast – Auguste, 1995 / MIS 5 ; Fontéchevade - Brugal, n.d. / MIS 5 ; Livernon - Slott-Moller 1990 / MIS 3

Bison priscus : Combe-Grenal - Guadelli 1987 / MIS 4-3 ; La Quina – Armand, 2005 / MIS 4-3 ; Mauran - David & Farizy, 1994 / MIS 3 ; Les Fieux [(G5-G6), (G7-I-J), (K ouest)] – Gerbe, 2010/ MIS 3 ; L'Arquet – Chauvet, 2010 (dents) et Brugal n.d. (Mpp) / MIS3 ; Jaurens - Guérin & Valli, 2000 (dents) et Brugal n.d. (Mpp) / MIS 3 ; Siréjol – Brugal n.d. / MIS 3 ; Berbie – Brugal n.d. / MIS 3 ; Willment's Pit – Brugal n.d./ MIS 3 ; II'Skaia - Hoffecker *et al.*, 1991 / MIS 3-2 ; Roc-de-Marcamps II - Slott-Moller, 1990 / MIS 2 Enlène - in Slott-Moller, 1990 / MIS 2

Bison schoetensacki : Pléistocène inférieur de Durfort et Le Vallonnet (France) – Brugal, 1994-1995 et n.d.

Bison menneri : Pléistocène inférieur d'Untermassfeld (Allemagne) - Sher, 1997

Autres *Bison* :

* Eurasie : Yakutie (*B. p. crassicornis* / Würm 2), Ukraine (*B. p. mediator* / Würm 3), *B. bonasus* (actuel) - Vasiliev, 2008 : *B. bonasus* (actuel) : Brugal n.d. (dents, Pologne), Empel & Rostock (Mpp)

* Amérique du Nord : *B. antiquus* : Horner – Todd *et al.*, 1987 / MIS 1 ; Finley – Todd, 1991 / MIS 1 ; Vore – Reher & Frison, 1980 / MIS 1 ; et *B. bison athabascae* et *B. b. bison* actuel, respectivement Canada (Wood Buffalo Park) et Montana (Dpt. Mammalogy, American Museum, New-York), Brugal n.d.

II – Restitution articulaire

- Gauche : O49#321 talus + O49#172 calcanéum + O49#528 cubonavculaire (juvénile) = ENS2
- Gauche : P48#239 talus ES3 + P43#221 calcanéum N/A + P43#219 cubonavculaire N/A
- Droit : R47#1042 métacarpien + R47#1044 capitato-trapézoïde = ENS5+6
- Droit : Q45#195 métacarpien mâle + Q45#196 Ph I = ENS3
- Gauche : P48#209 calcanéum + P48#253 cubonavculaire + P48#540 grand cunéiforme = ENS3
- Q46#1552 et 1553 phalange I + Q46#1554 et 1555 phalange II (+ sésamoïdes) = ENS4+i
- P47#1101 phalange II + P47#1109 phalange III = ENS3
- Q46#640 phalange I + Q46#522 phalange II = ENS3

III – Tableaux biométriques des os post-crâniens de bison du Gral (en mm)

Tableau 7 : Mesures (en mm) des os longs de bison de l'Igue du Gral

Ens	sq	#	côté									
SCAPULA				L	DAPmax	DAPeav	Diceav	Diart	DAPcol	Dicol		
2	P46	118	D			86	e.58		70	29.1		
2	P46	44b	G		85	74.5	e.54,5		70	28.5	juv/subad	
2	P46	64	G		84.3	e.75	e.52,6		69.6	28.5		
3	Q45	45	D				53.4		66.6	23.6		
3	P48	272	D		90.3	75.3	≥51		77.5	32		
3	P48	177	D		86	76	56	e.47	73.5	30		
3	P46	705	D		85	76	58		73	33		
3	P47	677	D		101.5	86	56.5		87			
3	R47	340	D						69	30.5		
3	Q45	346	G		105.5	94	78	63	94	38		
3	P47	694	G		94	78	60.5	e.48,5	81	33		
4	Q47	1440	D	500	85.2	76.7	58.5	48.5	72	31.2		
?	Coupe	55	D		86.5	77.7	e.57		71	29		
?	?	?	G			86	72.5	60	84.5	37		
?	?	?	G	>400		86.5	71.5		84.7	38.2		
4+inter	P47	1578	G	e.495	85	77.3	56.7	49	73.5	31		
N/A	M48	51	D		≥91		e.55,5		74	28.5		
N/A	M51	51	G				77		92	40.5		
N/A	P43	118	G	>400			74					
HUMERUS				L	Dprox tête art.	DAPprox	Ddia mini	DAPdia	Dtdist	DAPdist		
2	O49	129	G				61.5	68.5				
3	R47	97	D				45.5	55.3				
3	P47	364	G				51	e.60				
4	Q47	1635	G	370	88.5		54	65.3				
4+inter	P47	1453	D	360*			51	62		e.108		
4+inter	Q47	964	D				53.1	63.5				
4+inter	R47	847	G				54.6	70.5				
5+6	R46	851	-		58.1						juv	
N/A	N50	128	D				42	54.5	≥96	98	juv?	
N/A	L49	65	G				59	68.5				
N/A	M49	1210	G	380*	85.5		49.5	63		116.5	avec ep prox=juv	
				* L depuis tête art.								
RADIUS				L	tprox	tprox art	DAPprox	Dtdia *	DAPdia	Dtdist	DAPdist	
2	P46	128	D					50.8	31.7		juv	
2	P47	76	G		102	94.5	55.8	51.5	35.4	sut=75,7x48,7 ep=77,8x46,2	avec ep dist=juv	
3	O49	1733	D						93.7	e.62		
3	P46	879	G	347	101	94	49	51	35	88	55.5 subad	
3	Q47	273	G	342	98	93.5				e.80		
3	Q46	161	G	360	109.5	104.5	58.3	71		≥95		
N/A	M50	479	D					59.5	42.5	92	58	
N/A	M49	407	D							84.9	ep dist=juv	
N/A	M49	607	G							74.5	ep dist=juv	
				* env. 1/4 distal								

Ens	sq	#	côté										
FEMUR				L	Dprox*	DAPprox	DAPprox mini	Didia *	DAPdia	Didist	DAPdist		
2	N49	265	D?		62.5								ep prox =juv
2	O49	184	G							e.120	95		ep dist=juv
3	O49	1179	?		65.4	≥64							
3	N49	989	D		55								ep prox =juv
3	P48	233	G							128	157		
4	P46	1814	G?					52.4	45.8				juv ?
4+inter	Q47	1058	D		56.5			45.5	50	≥90	144		
4+inter	N49	1033	G		61			46	51.5				subad
N/A	M51	301	D	520	67			54	63	123	171		
					* tête du fémur			* env. 1/4 distal					
TIBIA				L	Dprox	DAPprox	DAPprox mini	Didia mini*	DAPdia	Didist	DAPdist		
2	P47	125	D	430	120	110	51	53	e.41	73.3	56.5		subad
2	O49	359	D							72.4	51		ep dist= juv
3	Q47	389	D	495	138	≥110	57.5	56	46	84	70.5		non ep prox=juv
3	Q47	234	D			128.5							
3	P48	238	G	412	128	e.124	54			84	64.5		
3	Q47	232	G	470	140			57.5	45	90	≥62		subad
3	O49	402	G					38.5	31.5				juv
4+inter	N49	1372	D	440	111.5	-	-	48.4	38.5	79	56.7		
4+inter	P45	25	G	442		113	54	52.5	37.5	83	63.5		subad
4+inter	R47	402	G	440	124	111.5	54	49	38.5		59.8		
N/A	N50	122	D							e.72	e.54,5		dist
N/A	M49	1278	D					50.2	37.2	76.3			
N/A	P43	157	G							81	≥56		ep dist=juv
N/A	M49	562	G							72.5	51.2		ep dist=juv
								* env. 1/4 distal					

Tableau 8 : Mesures (en mm) des métapodiens de bison de l'Igue du Gral

ENS	sq	décap	#		Lmax	L ant	L lat	Dprox	DAPprox	Didia	DAPdia	Didia dist	Didist	DAPdist	Disnsart dist
METACARPE (Mcc)															
2	O49	26	580	D	224		212.5	72	43.7	46	31	29	76.5	42.5	73
3	P47	24	662	D	232.5		221		43.5	50.3	32		83	e.43	78.8
3	P47	31	852	D	221		210	78.5	49.2	49.8	33		81.7	45.3	80.5
3	Q45	5+6	195	D	252		239	91	58.5	59	37	35	100.5	50	96.2
3	P48	30	555	G	193*			74.5	43	42	29			39*	74,5* juv
3	N49	13	242	G	172*			63.5	36.3	32.5	24			35,5*	60* juv (1er an?)
3	P46	19	473	G	231		221	78	44	50.5	31.5		83.3	45.7	78.7
3	Q47	24	649	G	235		225	78.5	45.5	48	32.5	31	84.5	41	80.5
3	N49	42	984	G	≥170			71.5	40.5	34	26.5				e.62,5* juv
4	P46	64	1822	D	243.3		230.5	79.9	46.5	51.3	33.1	32.2	84.4	44.8	82.1
4	Q47	60	1642	G	242		230.5	84.6	50.6	50.8	35.2	32.7	89	44.9	86.9
?	DIV	8	142	G	173*			62.8	36.8	31.6	25.2	24.2			55,2* juv (1er an?)
4+inter	Q46	55	1567	D	229		217	72.7	43.7	43.8	30.2	27.8	79.1	43.5	75.8
4+inter	P48	47	931	G				71.2	42.3	46.1	e.32				

ENS	sq	décap	#		Lmax	Lant	Llat	Dprox	DApprox	Ddia	DAPdia	Ddia dist	Ddist	DAPdist	Dsensart dist
4+inter	P48	41	803	G	243.3		217	77.3	44.7	46.8	30.6	30	80	43.3	77.7
5+6	R47	33	1042	D	235.5		221.3	91.6		62.2	37.7	33.6	95.8	47.6	91.8
5+6	R46	23	739	G	174*			66.5	36.5	34.6	23.7	25.2			60,5* juv
5+6	R46	25	838	G	185*			67.8	38.6	33.9	25	24.7			juv
N/A	M48	4	45	D	168*			75	43	36.5	27.3				juv
N/A	N50	5	112	D	e.175			66	37.3	34.7	26.5				juv
N/A	M48	5	53	D	222		211.5	70.5	43.2	42.5	30.7	30	75.3	41	71.2 jad
N/A	N50	11	316	G	220		208.5	67	41.8	42.7	26.2	27.5	74	e.39	70.3
surf	B2	-	562	D	226		214.5	71.5	41.7	44.3	29.5	29	78.5	e.40	76.7 jad
surf	B3a	-	669	D	241		232	87	54	65.5	e.40	42		48	
surf	B4	-	684	D	223			73	42.7	48.3	32.3	29			
surf	B3	-	611	G	e.238		230	88.5	48.5	63	40.7	35.5			88
surf	C4	-	923	?								28	68	e.36	65.5
surf	C5	-	874	?									88.2	49	87.2 jad
METATARSE (Mtt)															
2	O49	18	378	D	225*			51.5	48.4	28.8	31.1	28.7			58,2* juv (2é an?)
3	Q47	14	256	D	289	280	263.5	62	62.5	47	44		75.3	e.43	74.5
3	Q46	17	351	D	281	273.5	264.7	59.5	59	39.3	36.5	33.5	73	43.5	68.3
3	Q47	13	242	D	277	273.5	264	62.3	57	42	39	34	73	40.7	71.2
3	P47	34	917	G	280.5	275	265	63	59.7	40.7	39		73	43	70.2
3	QRST45	-	134	D	279.5	274.3	268.5	58	56.7	40	39.7	33	71.7	41.5	69.5
4+inter	P47	60	1585	D				63	61.3						
4+inter	Q45	10	308	D		285	278.5	60.7	59	37	42	35.4	73.5	44	73
N/A	N50	7	145	D	301.5	297.5	285	75.6	70.3	51.3	45	41	82.4	49.1	82.3
N/A	N50	19	520	?	271			57.4	55.6	e.44		34	73.4	39.5	72.9
N/A	M49	18	443	G						29.1	31.1				juv (2é an?)
surf	B7	-	904	G	e.214,5			50.5	47	28.5	30	30			juv (2é an?)
surf	B3a	-	555	?									82.9	45.5	79.5
surf	C1	-	400	?								35	70	42.3	66.7
surf	B6	-	655	?		291.5		e.63		e.45,5			82.5	43.5	76
?	?	-	194	G						25.3	27.5				juv (1er an?)
?	FC	-	42	G		257.5				36	36.8		70.5	42.2	69.1

* sans épiphyse distale (mesure distale au niveau de la suture); juv=juvénile; jad=jeune adulte

Ens	sq	dec	#	côté	L ou Ht	DT	DAP	
3	N49	41	968	G	66.2	74.1	66.1	
4+inter	P46	55	1431	G	59.5	74.5	67	
5+6	Q47	62	1691	D	66.4	81.9	71.6	
N/A	P43	10	219	G	61	73	66	juv?
N/A	M51	16	325	G	71	84.7	78.5	
N/A	RS50-51		3	G	58	74	65	
N/A	O50	-	1	G	57.5	70	59.5	subad
GRAND CUNEIFORME					Ht max/ mini			
3	P47	31	844	D	19,5/12,7	34	51	
3	P47	23	655	D	17,3/10	29	44.7	
3	Q47	17	359	D	17/11	30	43.3	
3	Q47	29	783	D	18,5/13,5	29,5	44	
3	P48	29	540	G	20/12	29	48	
3	Q47	26	688	G	17/10	28.7	41	
3	Q46	22	528	G	18,5/13	29	45.5	
4+inter	P47	75	1876	D	21,9/15,2	30.8	47.5	
4+inter	R46	13	518	D	14,8/11,6	27.6	42.8	
5+6	P47	88	2131	G	19,5/12,8	30	46.3	
5+6	Q46	61	1924	G	19,6/11,9	30	48	
N/A	M51	18	370	D	23/-	13.5	37.5	
N/A	N50	23	675	D	18/11	31	45	
N/A	P43	7	144	D	18,5/11	30	47	
N/A	M51	19	387	G	17/-	10	27.3	j/subad
MALLEOLE					Ht avec/ sans épine			
3	R46	6	50	D	36/29,5	21.5	42.3	
3	Q47	11	201	D	33/29,5	22.5	41.5	
3	P48	11	174	G	31.5	24.3	44.5	
3	Q46	26	609	G	37,3/28,5	21	42	
4+inter	N49	54	1427	D	-/32	20.5	42.3	
4+inter	N49	52	1365	G	30,7/30,5	21.4	41	
N/A	N50	27	733	D	32/28	20	40.5	
N/A	M51	16	330	G	32/30,7	19.5	37	
CAPITATO-TRAPEZOIDE					Ht ant./ post.			
3	P45	10	54	D	20,5/25,5	52	50	
3	P46	26	652	D	22,5/27,3	56	48	
3	P47	31	842	D	20/28	51.5	47	
3	P47	26	721	D	18,5/25,5	45	44.5	
3	Q46	25	597	D	24/31,5	56		
3	O49	47	1090	G	-/29,3	60.8	54.2	
4+inter	N49	48	1285	D	-/25,2	46.5	46.6	
4+inter	P48	44	878	G	-/27	49	perp48,1	
4+inter	N49	52	1367	G	-/25,7	45.7	44.4	
5+6	R47	33	1044	D	-/29,7	56.3	55.9	
5+6	P47	85	2050	G	-/29,4	53.4	51.2	
N/A	M50	14	484	G	16,5/20,5	40	40	foet/ mn?

Ens	sq	dec	#	côté	L ou Ht	DT	DAP	
PISIFORME					Ht			
2	P46	7	291	-	36.2	e.33,2	e.26	subad ?
2	P47	7	154	G	31	32.3	23	
3	N49	14	278	D	32	20	29	
3	Q47	36	997	D	38	26	33.5	
3	P45	23	259	G	38.3	37.8	27.6	
3	O49	46	1071	G	35.8	33.1	25.2	
N/A	M49	23	569	D	42.8	42.7	29.9	
N/A	M49	35	1745	D	35.9	33.3	22	
N/A	N50	23	663	G	32.5	21	33	
PYRAMIDAL					Ht max/ mini			
2	N49	6	86	D	41,2/31,8	22.3	35.9	
2	P46	4	76	D	46,5/34	24	43.5	
3	P47	28	774	D	44/34	25.5	41.3	
3	R47	9	128	D	50,9/38,3	31.2	44.5	
3	P47	28	777	G	53/37,3	27.5	42.7	
3	P48	31	710	G	49/35,5	31	43	
3	O49	48	1115	G	51,7/40,7	31.5	43.3	
3	N49	9	174	G	39,3/30,7	24.2	36.4	subad
4	P46	61	1725	G	55:37.3	32.3	47.5	
4+inter	Q45	8	349	D	49,3/38,4	29.5	46.4	
4+inter	P47	57	1506	D	50/39	26.5	44.5	
4+inter	R46	13	505	G	55/43,6	39	50.8	
5+6	R47	34	1057	D	e.55/41,5	36	50.6	
5+6	P47	86	2073	G	59,2/41,8	35.7	50	
N/A	L49	1	123	D	44,5/33,7	26.5	39	subadul/juv
SCAPHOIDE					Ht max/ ant			
2	N49	7	116	D	-/e.34		43.5	juv
2	Q46	2	13	D	-/40,3	38.3	61.6	
3	N49	23	516	G	-/37,3		48	
3	P46	28	720	G	39/-	33	51.5	
4+inter	P47	61	1596	D	43/38,5	33	53	
4+inter	R46	10	159	D	-/38,5	38.4	57.5	
4+inter	Q46	49	1404	G	42,5/37	36.5	58	
4+inter	Q46	37	927	G	-/43,5	38.5	62	
4+inter	O49	68	2039	G	-/39,2	36.1	55.9	
4+inter	N49	45	1206	G	40/-		51.1	
5+6	Q47	60	1655	D?	41,3/-	36.9	61.5	
N/A	M49	43	1428	G	36.5	33.7	50.3	
	N50	8	195		39/-	33.5	50.5	subad ?
SEMI-LUNAIRE					Ht max/ ant			
2	Q46	2	12	D	43,8/36,7	36.2	52.9	
2	Q47	0	6	G	44,6/38	36.9	61.8	
3	O49	41	957	D	43,8/37,4	41.4	65.7	
3	P45	13	73	G	43/35,5	38	59.3	
3	P46	20	480	G	35,5/33	38	57.3	
3	Q46	19	414	G	33	30	50	
3	N49	33	779	G	29.8	32.3	46	subad ?
N/A	L50	2	25	G	44,5/38,5	42.5	62.5	

Tableau 11 : Mesures (en mm) des Phalanges I et II de bison de l'Igue du Gral (ep = épiphyse, juv = juvénile, prox = proximal, ad = adulte).

Ens	sq	#	L.max	L.axial	Dprox	DA Pprox	Ddia	DA Pdia	Ddist	DA Pdist	anat	
PHALANGE I												
2	P46	23							38.2	e.23,5		
2	N49	120			33	36						ep prox=juv
2	N49	113			32.5	35.3						ep prox=juv
2	P46	7	85		33.5		32	24	33	22.5	post ?	
2	P46	49	79	74	38	≥40,5	32	24	38	27		
2	P45	16	83	79.5	34	40	30.5	23	32.5	23	post	
2	P46	40	79.5	e.74	e.35		34.5	23.5	e.35		ant ?	
3	N49	1000					30.4	23.8	34.1	24.7		non ep prox = juv
3	N49	373			41	e42						
3	P46	646	73	70.5	39.3		35.5		39.5		ant	
3	P46	519	90.5	84.5	39.3	45	39	28.3	43	31.5	ant ?	
3	P45	285	75	69	37.7	42.5	34	24.3	37.3	26.3	ant ?	j ad
3	P47	776	73				34	24	37	24.5	ant ?	
3	Q45	90	78		35.5	42	33	23.5	35.5	23.7		
3	Q47	695	79.5	74	39.3	43	36	25.5	37.5	27	post ?	
3	Q47	62	79.3	74	38.5	41	36.5	27	40	27.5	ant ?	
3	Q47	306	80	76.3	42	46.5	41	28.5	44	31.3	ant	
3	Q46	640	84.5	79	37.7	44	32	24	37	28	post	
3	Q46	582	96.5	90	47	57.5	43	31	49.5	33	ant	
3	Q46	891	78.5	74	40	43.7	33.5	24	36	28	post ?	
3	O49	1101	80.1	66.5	42.8	47.6	38.6	27.9	42.3	31.6		
3	N49	714			36	41.6						ep prox=juv
3	N49	609					32	25	36.5	26		non ep prox=juv
3	P46	521	86	78.5	38.5	46.3	35	25.5	39.5	28	ant ?	
3	P48	88	77.5		31.5	e.40,5	32	≥23,5	36.4		post	
3	Q47	637	79	75	39	43	36	26.5	39	28.3	post ?	
3	Q47	388	84.5	80	36.5	43.7	32	23	35	26.7	post	
3	Q45	196	91	88	52.5	54.7	48	33	53	38	ant	
3	Q46	209	84	76	38		38	26.5	41	28	ant	
3	O49	1670			33.1	41.3						ep prox=juv
3	O49	1688	87.3	71.7	39.7	45.3	36.2	28.2	39.2	29.3		
3	O49	783	80.7	68.1	38	42.5	36	25.9	43.1	28.7		
3	O49	998			33.9	40.8						ep prox=juv
3	O49	999	83	68.6	35.5	43.9	32.8	24.9	36.2	26.8		
3	O49	1096			33.5	40.2						ep prox=juv
3	Q47	369	78.5	74	43.5	47	39.5	29.5	42	31.3	ant	
4	Q46	1586	90.3	80.8	41.9	50.1	38	25.5	41.3	28.2	post	
4	R47	880	83.5	70.5	49.3	51.2	47	33.6	48.4	35.2	ant??	
4	P46	1835	83.5	72.4	39.8	45	37.7	26.1	42.7	28.6		
4+inter	P46	1430	86.5	82.7	37.5	40.5	30.5	24	37	28.3	post	
4+inter	P48	679	82	78	34	42.5	31	24	35	27	post	
4+inter	P48	815	85.4	71.9	36.7	44.6	31.4	24.3	37	29.5		
4+inter	P48	978	75.4	64	39.8	44	35	26.7	40.2	29.6		
4+inter	N49	1510	80	67.3	41.4	44.1	37.5	28.2	39.4	30.7		
4+inter	P47	1579	86.5	82	38	41.7	36.5	28.5	43	28.7	ant ?	trace arthrite
4+inter	Q47	965	85.7	80.5	36.5	44	32	24.5	39	28		
4+inter	Q46	860	84.3	77	36.5	43	32	24.3	37.3	27	post ?	

Ens	sq	#	L max	L axial	Dprox	DAPprox	Ddia	DAPdia	Ddist	DAPdist	anat	
4+inter	Q46	1553	79.1	66.3	40.4	44.7	35.8	25.9	41	29.7	ant	ep prox=juv
4+inter	N49	1204	77.2	65.7	37	42.5	34	25.1	37.6	28.9		
5+6	P47	2128	87	71.6	45	51.4	42.6	30.6	45.8	32.3	post	
5+6	R46	796			30.8	39.4						
5+6	R47	956	81.4	68.3	38.6	44.3	32.1	23.7	35.8	27.9	post	
N/A	L50	238	80	73	38.7	42.5	36.5	28	39.5	28.5	ant	
N/A	N50	687	83.7	80	42.5	46.3	40	29	46	32	ant ?	
N/A	P43	97	86.5	80.5	e.34	e.43,5	35.5	25	36.5	27.5	post	
N/A	M49	1075	86.2	74.9	38.5	44.5	32.6	23.6	35.5	27.7		
N/A	N50	606	83	78.5	34.7	43.7	30	23.5	35	27	post	
N/A	N50	658	89	81.5	40	46	34.5	27	39.7	29.3	ant	
N/A	N50	156	80.5	75	39.7	42.3	36.5	28.7	42.5	30	ant	
N/A	N50	70+75	72.7	68	30	36.5	28	22.5	32	24		
N/A	P43	102	89	83.5	39	48	39	27.3	40	30	ant ?	
N/A	M51	5	80.5	74.5	43	>41	38	28.5	41.5	29	ant	
N/A	N50	160		33	40							ep prox=juv
PHALANGE II			L lat	L med								
2	P46	34	50.7	48.6	38.1	>=37,5	30.6	29.2	30.8	39.6	post	juv ?
2	P46	50	50.5		36	>=37,5	29	31.5	29.7	30.5	post	
2	P46	27	53.3	48.2	35.5	37.2	26.8	26	26.7	30.4	post ?	
2	O49	405			33.5	35.5						ep prox = juv
2	N49	87			33.7	31.3	27	28	29	35.3		avec ep collé=jad
2	P46	44	49	46.5	38	>=38	30	32	31	37.3	post	
3	P46	469	57	53.5	45.5	47	37	35	38	41.7	ant	
3	P47	1215	53.5	51	37.5	40	30	28.3	34	35	post	
3	P47	1101	51.5	49.5	37	40.7	31.5	29.7	34.5	36	post	
3	P47	744	50	48	43	44	33	31.5	36	38	ant	
3	P47	772			48	52.5					ant ?	
3	P47	697	52.7		36.3	42		28.7	32.5	36.7	post	
3	P48	152	53.5	49.2	44.3	46	36	33	39.3	41.5	ant	
3	Q47	358	49	45.5	41.5	41.7	32	30.3	37.5	38.3	ant	
3	Q47	345	51.5	53	37.5	43	31.5	30.5	33	38	post	
3	Q47	740	51.5	49	38.7	38.9	28	26	32.5	33	post	
3	Q46	522	51.5	50	38	41.7	31	29.7	32	35	post	
3	N49	593					27.5	28	29	33		non epi prox=juv
3	P47	896	52.7	50.5	38	41	31	29	33	36	post	
3	P47	784	52	48	38	40.5	31.7	28.7	32.3	35.5	post	
3	Q45	55	52.5	49.3	36.7	41.7	29.5	28.5	33.5	36	post	
3	O49	1027	53.5	47.9	42.2	39.3	33.5	31.5	36.5	37.8	ant	
4+inter	P48	918	50.3	46.1	42.6	42.4	31.9	31.3	38.7	39.1	ant	
4+inter	N49	1006	53.3	50.2	40.1	44.2	33.8	30.4	34.8	38.1	ant	
4+inter	N49	1415	50.5	46	40.4	44.7	31	31.6	37	44.2	ant	
4+inter	P48	845	50.5	46.3	41	38.9	31.6	29.4	35.5	37.2	ant?	
4+inter	Q46	1554	50.3	46.8	39.2	44.2	32.3	32.1	36.2	44.1	ant	
4+inter	R47	842	55.5	54	45.4	45.5	34	31.9	41.3	38	ant	
5+6	Q47	1781	53.5	49.9	48.3	49.1	40.8	34	43.1	38.3	ant	
N/A	M50	573					26.5	27.8	26.9	34.6	ant?	non ep prox = juv
N/A	N50	695					30	27	30.5	32.5	post	
N/A	P43	197	56	52	43	40	32.7	30.5	33.3	38	post	
N/A	M50	432	49.5	47	41.3	42	31.3	31	35.5	38.3	ant	

Ens	sq	#	Lmax	Laxial	Dprox	DAPprox	Ddia	DAPdia	Ddist	DAPdist	anat	
N/A	M49	1213	54.5	50.5	47.2	46.8	40	35.2	40.7	41.8	ant	
N/A	M49	1371	48.9	46.7	42.4	54.2	34.5	31.5	37.1	39.1	ant	
N/A	L49	68	57		45	43	36	33	36.5	39	post ?	
N/A	N50	168+158	49.5	46.7	34.5	38.5	27.5	27	29.5	34	post	avec ep prox=juv
N/A	P43	381	58.3	52.1	42.2	45.4	34.6	32	35.4	37.1	post?	